ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 72
5
МАЙ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevish, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *М. В. Едемская* и *А. З. Лакомская*

Сдано в набор 9.02.87. Подписано к печати 22.04.87. М-17150. Формат бумаги $70 \times 108^{1}/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.70.
Усл. кр.-отт. 15.06. Уч.-изд. л. 18.09. Тираж 2394. Тип. зак. 1253.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.821.2 : 665.347.4 : 537.533.35

М. Ф. Данилова, Т. К. Кашина

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЖЕЛЕЗИСТЫХ ВОЛОСКОВ *PERILLA OCYMOIDES* (*LAMIACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ ВОЗМОЖНЫМ УЧАСТИЕМ В ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ ИНДУКЦИИ ЦВЕТЕНИЯ

M. F. DANILOVA, T. K. KASHINA. ULTRASTRUCTURE OF GLANDULAR HAIRS IN *PERILLA OCYMOIDES* (*LAMIACEAE*) IN CONNECTION WITH THEIR POSSIBLE PARTICIPATION IN PHOTOPERIODIC INDUCTION OF FLOWERING

Преобладающими органеллами железистого волоска являются гранулярный эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи, а не агранулярный эндоплазматический ретикулум, как у чешуйки. Различаются эти трихомы также по пластидам и строению периферической зоны железистых клеток. В железистом волоске снаружи от плазмалеммы выявляется полисахаридный слой, организованный в виде протуберанцев клеточной оболочки, но отличающийся от нее по структуре; изнутри плазмалемму подстилают цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, несущие рибосомы как со стороны цитоплазмы, так и со стороны, обращенной к плазмалемме.

Ультраструктура железистого волоска в отличие от чешуйки нехарактерна для специализированных терпеноидогенных образований. Предполагается, что этот тип железистых трихом периллы масличной является специализированным фоторецептором и центром биосинтеза производных шикимовой кислоты — фенольных соединений и ауксина. Фоторецепторную функцию может выполнять система поверхностных мембран железистой клетки, взаимодействующих с полисахаридными отложениями в периплазме; последние могут составлять легкодоступный резерв олигосахаринов — недавно открытых регуляторных молекул.

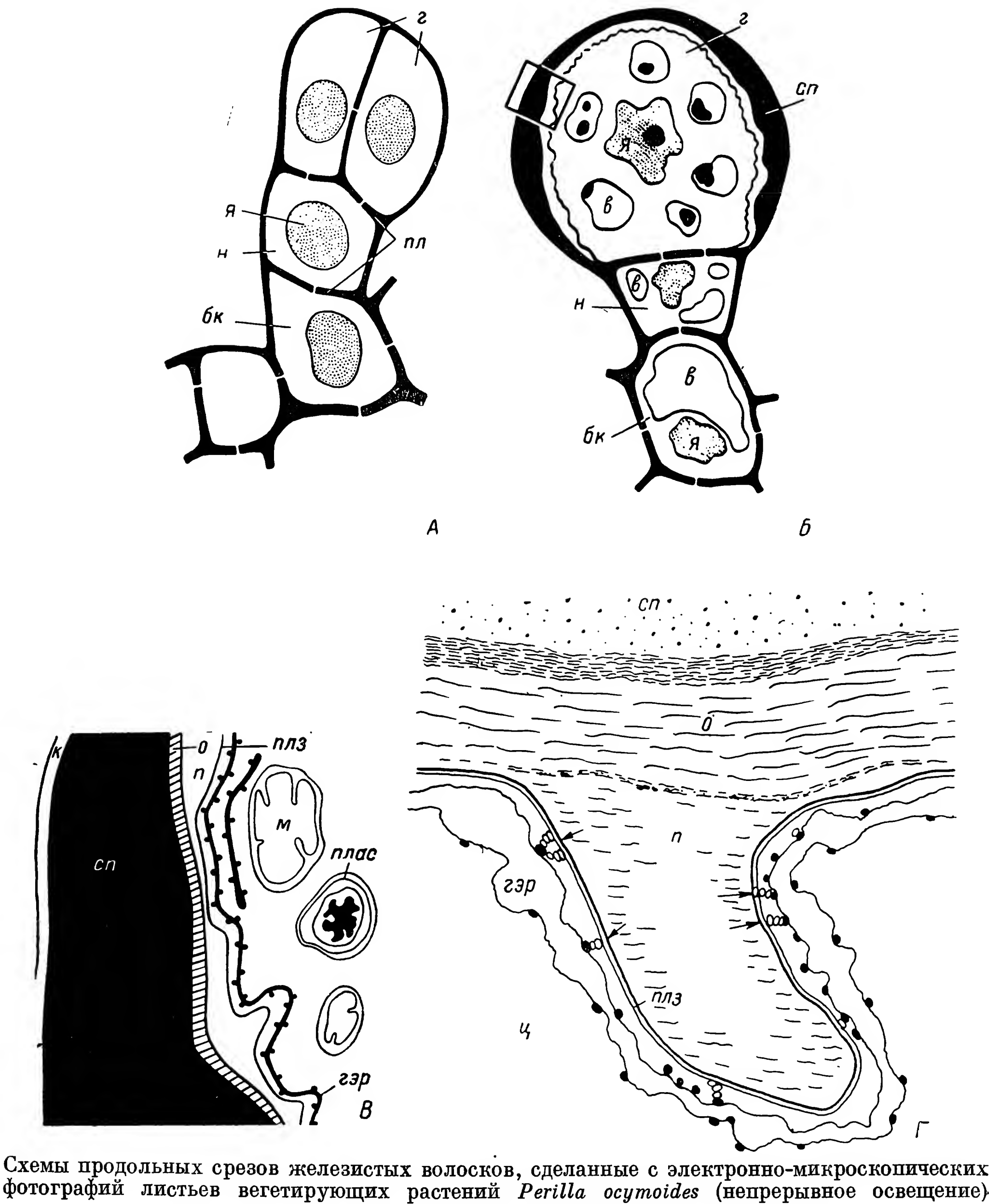
Данная статья является продолжением работы «Ультраструктура железистых чешуек *Perilla ocymoides* в связи с их возможным участием в синтезе стероидных гормонов и гиббереллинов» (Бот. журн., 1987, т. 72, № 4). Дополнительно в методике применялось следующее. Внешний вид железистых волосков и их распределение на листьях периллы масличной изучены с использованием сканирующего электронного микроскопа; с живых трихом сделаны рисунки с помощью рисовального аппарата РА-4; ультраструктура изучена у 40 образцов железистых волосков, взятых на разных стадиях развития (до и во время секреции) с листьев растений, неиндуцированных и получивших от 2 до 8 дней индукции.

Результаты исследования

Данные световой микроскопии

Железистый волосок периллы масличной возникает из единственной клетки протодермы, несколько выступающей над поверхностью соседних клеток. После двух периклинальных делений образуется зачаток волоска, состоящий из базальной клетки, клетки-ножки и материнской клетки головки. Последняя может подвергаться нескольким антиклинальным делениям, приводящим к образованию многоклеточной головки (см. рисунок, *А*). Диаметр головки волоска около 20 мкм, т. е. в 4 раза меньше, чем у чешуйки (табл. I, *1*), а число составляющих ее клеток от 1 до 4. Железистый волосок может переходить к секреции при любом числе клеток головки. Головка железистого волоска выглядит округлой как до секреции, так и во время нее (см. рисунок, *А*, *Б*; табл. I, *1—3*).

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1987



Схемы продольных срезов железистых волосков, сделанные с электронно-микроскопических фотографий листьев вегетирующих растений *Perilla ocymoides* (непрерывное освещение) при увеличении около 3000 (*А*, *Б*), 12 000 (*В*) и 36 000 (*Г*).

А — без субкутикулярной полости (лист 2.5 см дл.); *Б* — с субкутикулярной полостью (зачаток листа); *В* — поверхность головки того же волоска, что и на *Б*; *Г* — фрагмент рисунка *В* при большем увеличении: контакты (*стрелки*) между ГЭР и плазмалеммой (плз). *бк* — базальная клетка, *н* — ножка, *г* — головка, *я* — ядро, *пл* — плазмодесмы, *к* — кутикула, *сп* — субкутикулярная полость, *в* — вакуоль, *п* — периплазма, *плз* — плазмалемма, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *м* — митохондрия, *плас* — пластида, *ц* — цитоплазма, *о* — оболочка.

Секреторные полости в ней располагаются главным образом латерально. Наружная поверхность клеток железистого волоска покрыта кутикулой, переходящей на клетки эпидермы.

Закладка железистых волосков происходит очень рано в онтогенезе листа — уже на самых молодых зачатках (табл. I, *1*), длится в течение всего начального периода роста зачатков и при переходе к пластинчатому росту. Железистые волоски располагаются на обеих сторонах листа периллы масличной (на абаксиальной стороне их несколько больше) по жилкам, реже между ними (табл. I, *3*). В отличие от чешуек они всегда возвышаются над поверхностью эпидермы и не могут быть заглублены. Их раз в 5 больше, чем чешуек.

Прижизненные наблюдения за железистыми волосками с помощью лупы и светового микроскопа выявили, что содержимое субкутикулярных полостей железистого волоска в отличие от чешуйки обычно выглядит бесцветным. На свежесрезанных листьях под световым микроскопом можно наблюдать выделение железистыми волосками секрета в виде капель, причем оно может происходить одновременно в разных направлениях. Это похоже на выделение секрета железистыми волосками мяты (Heinrich, 1977). Иногда, возможно, из-за яркого освещения или нагрева под микроскопом секрет становится более вязким и капля принимает червеобразную форму, как паста, выдавленная из тюбика. Сходные картины описаны и представлены на фотографиях железистых волосков *Ailanthus altissima* (Bory, Clair-Maczulajtys, 1980). По нашим наблюдениям, железистые волоски сохраняются даже на только что опавших совершенно желтых листьях.

Данные электронной микроскопии

Ультраструктура клеток железистого волоска, так же как и железистой чешуйки, меняется в процессе дифференциации, и ультраструктурные различия волосков до и после начала секреции вполне отчетливы.

Еще до формирования субкутикулярной полости появляются признаки, отличающие клетки головки железистого волоска от клеток чешуйки. В слабо вакуолизированной цитоплазме еще много свободных рибосом; ядра занимают центральное положение (см. рисунок, *А*). Пластиды — лейкопласты — располагаются главным образом в центральной части клетки; форма их большей частью неправильная, типа «головастика»: с расширенной частью, в которой обычно присутствует крупное, по-видимому, окруженное мембраной белковое включение, и с более узкой хвостообразной частью без включений (табл. II, *1*, *2*). Отмечаются 3 разные формы белкового включения в пластидах: 1) рыхлое, хлопьевидное (см. рисунок, *В*); 2) гомогенное (табл. II, *1*, *2*); 3) кристаллическое. Наряду с белковыми включениями в пластидах видны осмиофильные глобулы, крахмальные зерна, сильно развитый периферический ретикулум и иногда — проламеллярные тела. Обкладок эндоплазматического ретикулума (ЭР) вокруг пластид не обнаружено, хотя при интенсивном развитии гранулярного ЭР можно наблюдать частые контакты между его мембранами и пластидной оболочкой. Митохондрии (табл. II, *1*, *2*) ортодоксального типа.

В отличие от чешуйки у железистого волоска в фазу секреции образование субкутикулярной полости не сопровождается сильным сокращением объема протопласта и соответствующим укрупнением вакуолей. Вакуоли, содержащие осмиофильные включения, равномерно распределяются по всему объему клетки, а ядро занимает, как и прежде, центральное положение (см. рисунок, *Б*). Одновременно с появлением субкутикулярных полостей, а возможно, еще несколько раньше плазмалемма становится извилистой, образуя лакуны, заполняющиеся хлопьевидным содержимым (см. рисунок, *В*; табл. III, *1*—*4*). Отложения хлопьевидного материала в периплазме со временем принимают вид протуберанцев клеточных оболочек (табл. II, *1*), описанных в так называемых передаточных клетках (Gunning, Pate, 1969), а также и в железистых клетках ряда растений (Amelunxen, 1964; Schnepf, 1972; Vermeer, Peterson, 1979). Такая структура периплазмы клеток головки характерна только для железистого волоска и отличает его от чешуйки. Существенные различия отмечаются и в ультраструктуре цитоплазмы в целом. Если для чешуйки период секреторной активности характеризуется интенсивным развитием агранулярного эндоплазматического ретикулума (АЭР), то в железистом волоске агранулярные трубочки ЭР встречаются лишь одиночно или в виде небольших скоплений. Для железистого волоска в отличие от чешуйки типично развитие гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) и аппарата Гольджи (табл. II, *1*; III, *5*). Диктиосомы многочисленные, по-видимому, находятся в состоянии высокой активности, так как в непосредственной близости от них и повсеместно в цитоплазме имеется множество пузырьков преимущественно с плотным центром (табл. II, *1*). Скопления пузырьков Гольджи местами наблюдаются вдоль плазмалеммы, а иногда и в периплазме. Таким образом, для железистого волоска в отличие от чешуйки характерен гранулокриновый способ выведения секрета за плазмалемму.

В секретирующем железистом волоске отмечаются, кроме того, характерное расположение слоя цистерн ГЭР параллельно плазмалемме (см. рисунок, *В*; табл. III, *1*) и образование между мембранами ЭР и плазмалеммой мостиков, состоящих из округлых мелких субъединиц (см. рисунок, *Г*; табл. III, *2*, стрелки). Рибосомы, покрывающие поверхность цистерн ЭР, сохраняются не только на адаксиальной стороне цистерны. но и на абаксиальной, обращенной к плазмалемме. Часто отмечается присутствие около плазмалеммы мелких пузырьков, которые могут иметь ретикулярное происхождение или относиться к везикулярным элементам аппарата Гольджи. По-видимому, наблюдается взаимодействие между двумя преобладающими в секреторных клетках органеллами (ЭР и аппаратом Гольджи), о чем можно судить также на основании картин, подобных представленной в табл. III, *5*. Создается впечатление, что имеет место не только функциональное взаимодействие между цистернами ГЭР и элементами диктиосом, но и прямой переход мембран одних органелл в другие.

Обсуждение результатов

Различие железистых волосков и чешуек по характеру выделяемых веществ видно уже при наблюдении под световым микроскопом; содержимое субкутикулярных полостей чешуек имеет желтую окраску, а у железистых волосков оно бесцветное и прозрачное. Вязкое содержимое волосков выделяется на поверхность кутикулы в виде капель различной величины и формы; на поверхности чешуек подобных выделений не было обнаружено.

Сравнительный анализ ультраструктуры железистых волосков и чешуек позволяет еще более определенно говорить о различии их биосинтетической активности и о различии механизмов выделения веществ в субкутикулярную полость.

В железистом волоске в отличие от чешуйки наиболее заметное место среди эндомембранных компонентов протопласта головчатой клетки занимают ГЭР и аппарат Гольджи. В связи с этим железистый волосок нельзя рассматривать как структуру, специализированную для синтеза терпеноидов и стероидоподобных гормонов. О природе веществ, секретируемых железистым волоском, пока мало что известно. По-видимому, среди них присутствуют эфирные масла, как это было показано для железистого волоска мяты (Amelunxen et al., 1969), но они выделяются в небольших количествах и не представляют собой единственного продукта секреторной активности волоска.

Ранее были сделаны предположения, что трихомы, достигающие полного развития уже на ранних стадиях онтогенеза листа, образуют ауксин, требующийся для быстрого роста частей растения, на которых эти трихомы находятся (Uphof, 1962). C. Beckmann с соавторами (1972) показал, что из 39 изученных ими видов растений железистые волоски 32 видов обладают способностью синтезировать и запасать фенолы, которые могут быть вовлечены в синтез и инактивацию ауксина. Фенольные ингибиторы и индольные ауксины образуются из общего метаболического центра — шикимовой кислоты (Кефели, 1974). Исходя из этого можно предположить, что железистый волосок представляет собой центр биосинтеза производных шикимовой кислоты, в том числе ауксинов и фенолов. Ультраструктура клеток железистого волоска периллы соответствует такому их функциональному назначению. По данным некоторых авторов (Parham, Kaustinen, 1977), ГЭР является местом аккумуляции танинов, а возможно, и местом их синтеза до включения в вакуоли. Взаимодействие же между ГЭР и диктиосомами — двумя доминирующими органеллами железистого волоска периллы — может способствовать соединению фенолов (агликонов) с сахарами, т. е. образованию гликозидов, которые в отличие от свободных агликонов растворимы в воде и менее химически реактивны (Харборн, 1968; Запромётов, 1974, 1985). Другими словами, в железистом волоске есть структуры, с которыми могут быть связаны синтез и складирование фенольных соединений и перевод их в подвижную форму. Последнее особенно важно по двум причинам.

Во-первых, фенольные соединения могут входить в состав эфирных масел, имеющих важное значение для защиты растений (Levin, 1973). Во-вторых, у фотопериодически чувствительных растений фенольные соединения (например, галловая кислота; Pryce, 1972) могут выступать в качестве ингибиторов цветения.

Одним из важнейших свойств фенольных соединений, часто определяющих их биологическую активность, является способность к взаимодействию с белками. В присутствии полифенолов происходит инактивация ряда ферментов, в связи с чем фенольные соединения могут выступать в качестве регуляторов ферментативных процессов в растительной клетке (Запромётов, 1974, 1985). В фотопериодических реакциях, протекающих в листе, участвуют специфические ферменты — фитохромы. Фитохром — типичный, а по отношению к фотопериодизму — и единственный фоторецептор растений (Бернье и др., 1985). В химическом отношении он организован так же, как и другие биологические фоторецепторы, и представляет собой хромопротеид. Хромофор фитохрома — тетрапиррол с незамкнутой цепью, а белковый компонент состоит из 4 субъединиц, содержащих примерно 2000 аминокислот (Mancinelli, 1985). Основной принцип молекулярной организации фоторецепторных систем, установленный при их изучении у животных, заключается в образовании фоторецепторных мембран, в которых фоторецепторы встроены в матрикс из фосфолипидов, активно влияющих на их функциональную активность (Гэлстон и др., 1983). Нет оснований считать, что молекулярная организация фоторецепторов растений, фитохромов в частности, принципиально иная. По свидетельству L. Pratt (1978), появляется все больше доводов в пользу того, что фитохром связан с мембранами и модулирует их активность. Однако еще не предложено молекулярной модели фитохромсодержащих мембран, как нет и сколько-нибудь определенных данных об их локализации в клетках. С помощью иммуноцитохимии на проростках овса показано (Verbelen et al., 1982), что до облучения красным светом фитохром обычно распределен по всей цитоплазме, а после короткого облучения концентрируется лишь в определенных участках клетки. Высказано предположение, что мембраны, с которыми связан фитохром, не относятся к ядрам, пластидам и митохондриям, а скорее, это ЭР. Только после длительного освещения фитохром появляется и в ядрах.

Эксперименты с фитохромом проводятся большей частью на этиолированных проростках, обладающих высоким уровнем его содержания, и, как это ни парадоксально, в зеленых листьях, которые наиболее чувствительны к фотопериодическому воздействию, содержание фитохрома очень низкое, а у таких классических короткодневных растений, как дурнишник, соя и перилла, фитохром в листьях до сих пор не обнаружен (Бернье и др., 1985). Вместе с тем никто не сомневается, что реакции фотопериодизма, проходящие в листьях, связаны с присутствием в них фитохрома. Из этого следует, что либо листья обходятся очень небольшим количеством фитохрома, либо организация фоторецепторных мембран в них служит препятствием к его идентификации существующими в настоящее время методами.

Не имея прямых данных для обсуждения этой проблемы, мы тем не менее попытаемся на основании изучения ультраструктуры высказать некоторые предположения относительно локализации фитохрома в железистых волосках периллы масличной.

Прежде всего можно указать на некоторые общие предпосылки, позволяющие остановиться на железистых волосках как на структурах, способных отвечать за фоторецепцию в листе периллы масличной. Роль листьев этого растения в фотопериодической реакции цветения точно установлена. Вместе с тем очевидно, что лист периллы масличной, как и любого другого растения, является органом фотосинтеза. Обе эти функции связаны с улавливанием света и в этом смысле могут находиться в антагонистических отношениях. Известно, например, что фоторецептор пропускает только 0.01, а поглощает около 99 % падающего на него света. Отсюда следует, что система фоторецепторов должна быть размещена не на пути основного потока света, достигающего хлоропластов. Иными словами, структуры, заключающие фоторецепторы, не должны составлять сплошного непрозрачного экрана в листе. Фоторецепторные мембраны не могут, например, окружать все клетки эпидермы листа или хлорофиллоносной паренхимы, не могут экранировать хлоропласты. Они должны быть ограничены в своем местоположении, находясь в то же время в условиях благоприятного для них освещения. Из физиологии фоторецепторных органов животных известно, что все фоторецепторы нуждаются в антиоксидантах, так как для них очень токсичен кислород. Это обстоятельство делает неудобным близкое соседство фитохрома с такими органеллами, как хлоропласты, и предопределяет их разделение в пространстве.

Железистые волоски соответствуют всем условиям, которым должна удовлетворять структура, предназначенная для локализации фитохрома. Головчатая часть железистых волосков приподнимается на сравнительно высокой ножке над поверхностью эпидермы и благодаря этому практически не экранирует нижерасположенные ткани листа; кроме того, бо́льшая часть железистых волосков располагается на обеих сторонах листа не над мезофиллом, а над жилками. Поверхность железистого волоска покрыта сплошной кутикулой, переходящей затем на соседние клетки эпидермы, что защищает волосок от непосредственного контакта с кислородом воздуха; дополнительную защиту от действия кислорода могут, по-видимому, осуществлять в качестве антиоксидантов фенолы, присутствующие в клетках железистого волоска. По своему строению железистые волоски хорошо приспособлены к улавливанию рассеянного света: их головчатые клетки образуют на периферии небольшие субкутикулярные полости, в которых, по аналогии с мятой (Amelunxen et al., 1969), возможно, содержится эфирное масло. Главными компонентами эфирного масла являются терпены. Известно, что почти все терпены оптически активны (Bernard-Dagan et al., 1982) и аналогичны в этом отношении липидным каплям, являющимся обязательным компонентом фоторецепторов практически у всех живых организмов. Теоретические расчеты, основанные на волновой теории света, позволили установить (Young, Martin, 1984), что благодаря своим светопреломляющим свойствам липидные капли в составе фоторецепторных комплексов могут выполнять функции микролинз, фокусирующих свет и увеличивающих тем самым светочувствительность рецепторов. Эти данные позволяют рассматривать субкутикулярные вместилища в железистых волосках периллы масличной как своеобразные микролинзы, преломляющие проходящий через них свет прежде, чем он достигнет поверхности протопласта и вступит в контакт с фитохромом. Железки занимают то стратегически важное место на поверхности листа, которое обеспечивает выполнение фоторецепторной функции с максимальной эффективностью. Аналогию такого расположения светочувствительных структур на поверхности клетки можно найти у некоторых флагеллят (см. Eakin, 1982).

На субмикроскопическом уровне выявляются дополнительные характеристики железистого волоска, делающие его идеальной структурой со свойствами фоторецептора. Особый интерес в этом отношении представляет комплекс периферических мембран клеток головки. Плазмалемма и выстилающие ее цистерны ЭР, связанные на всем протяжении мостиками из глобулярных субъединиц, могут представлять собой фоторецепторный аппарат железистого волоска. Можно предположить, что глобулярные субъединицы, образующие мостики между наружной поверхностью ГЭР и внутренней поверхностью плазмалеммы, соответствуют субъединицам белкового компонента фитохрома, а хромофор встроен в плазмалемму.

Известно, что фитохром легко переходит из неактивной формы в активную и наоборот под влиянием условий освещения. Иммуноцитохимическим методом показано, что наблюдается перераспределение фитохрома в цитоплазме при освещении этиолированных побегов (Verbelen et al., 1982). Присутствие большого количества фитохрома в мелких вакуолях после 5-минутного действия красного света позволило сделать предположение о том, что при освещении избыток фитохрома переносится в вакуоли, где он разрушается (Mackenzie et al., 1978; Verbelen et al., 1982). Вакуолярный аппарат в клетках железистого волоска, представленный большим числом мелких вакуолей, заполненных, по-видимому, содержимым фенольной природы и часто окруженных цистернами ГЭР, может представлять собой составную часть сложной фитохромной системы, берущую на себя функцию складирования и инактивации избыточного фитохрома. Своеобразные пластиды железистого волоска, то контактирующие, то не контактирующие с цистернами ГЭР, также, по-видимому, можно рассматривать как составную часть этой сложной фитохромной системы.

С деятельностью железистых волосков как фоторецепторов могут быть связаны, кроме того, образование протуберанцев клеточных оболочек и накопление полисахаридов в периплазматическом пространстве их головчатых клеток. Недавно в Лаборатории П. Элберсгейма (Элберсгейм, Дарвилл, 1985) был открыт новый класс специфических фитогормонов, способных контролировать ряд функций растения, в том числе его защитные реакции, рост и морфогенез, а в смеси с ауксинами и цитокининами — подавлять или стимулировать цветение. Это олигосахарины — активные олигосахариды, присутствующие обычно в клеточных оболочках. Протуберанцы клеточных оболочек и примембранный полисахаридный слой в периплазме головчатых клеток железистого волоска *P. ocymoides* могут оказаться легкодоступным хранилищем олигосахаринов, находящимся в непосредственной близости к фоторецепторной мембране. В связи с этим в иерархии факторов, вовлекаемых в индукцию цветения, олигосахарины этого специализированного структурно-функционального комплекса железистого волоска *Perilla ocymoides* могут занимать ключевые позиции.

Заключение

Анализ данных электронно-микроскопического изучения железистых трихом *P. ocymoides* позволяет предположить, что функция элиминации веществ — конечных продуктов метаболизма — является не единственной и, возможно, не самой главной для них. Выработка чешуйкой стероидных гормонов и гиббереллинов, а железистым волоском — фенольных соединений, ауксинов, олигосахаринов и фитохромов может оказаться ведущей функцией этих образований. В связи с этим мы присоединяемся к А. Е. Васильеву (1977), высказавшему предположение, что наружные трихомы растений, способные синтезировать физиологически активные вещества, можно, по аналогии с эндокринными железами животных, рассматривать как железы внутренней секреции.

Следовательно, железистые образования листа *P. ocymoides* являются посредниками между растением и средой и могут быть вовлечены как в начальный (фоторецепция), так и в конечный (выработка регуляторов цветения) этапы листовой фазы фотопериодизма.

Все вышеизложенные соображения о возможных функциях железистых трихом периллы нуждаются в дальнейшем подтверждении более прямыми данными. Однако мы позволили себе их высказать, чтобы привлечь внимание к еще очень мало изученным структурам, которым могут быть присущи важные регуляторные функции в развитии растения.

Авторы благодарят Б. С. Мошкова за постоянный интерес к данной работе, являющейся непосредственным продолжением начатых им исследований фотопериодической реакции периллы масличной, и А. Е. Васильева за просмотр рукописи и ценные консультации.

ЛИТЕРАТУРА

Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. Т. 1. Факторы цветения. М.: Агропромиздат, 1985. 192 с. — *Васильев А. Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Гэлстон Л., Девис П., Сэттер Р.* Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983. 552 с. — *Запромётов М. Н.* Основы биохимии фенольных соединений. М.: Высш. шк., 1974. 214 с. — *Запромётов М. Н.* Фенольные соединения растений: биосинтез, превращения и функции. — В кн.: Новые направления в физиологии растений. М.: Наука, 1985, с. 143—162. — *Кефели В. И.* Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1974. 254 с. — *Харборн Д. Б.* Фенольные гликозиды и их распространение в природе. — В кн.: Биохимия фенольных соединений. М.: Мир, 1968, с. 109—139. — *Элберсгейм П., Дарвилл А. Г.* Олигосахарины. — В мире науки, 1985, № 11, с. 16—23. — *Amelunxen F.* Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Drüsenhaaren von *Mentha piperita* L. — Planta Medica, 1964, Bd 12, Hf 2, S. 121—139. — *Amelunxen F., Wahlig T., Arbeiter H.* Über den Nachweis des ätherischen Öls in isolierten Drüsenhaaren und Drüsenschuppen von *Mentha piperita* L. — Planta Medica, 1969, Bd 61, Hf 1, S. 68—72. — *Beckman C. H., Mueller W. C., McHardy W. E.* The localization of stored phenols in plant hairs. — Physiol. Plant Pathol., 1972, vol. 2, N 1, p. 69—74. — *Bernard-Dagan C., Pauly G., Marpeau A.* et al. Control and compartmentation of terpene biosynthesis in leaves of *Pinus pinaster*. — Physiol.

Vég., 1982, vol. 20, N 4, p. 775—795. — *Bory G.*, *Clair-Maczulajtys D.* Morphology, ontogeny and cytology of trichomes of *Ailanthus altissima*. — Phytomorphology, 1980, vol. 30, N 1, p. 67—78. — *Eakin R. M.* Continuity and diversity in photoreceptors. — In: Westfall J. A. (Ed.). Visual cells in evolution. New York : Raven Press, 1982, p. 91—106. — *Gunning B. E. S.*, *Pate J. S.* «Transfer cells». Plant cells with wall ingrowths specialized in relation to short distance transport of solutes — their occurrence, structure and development. — Protoplasma, 1969, vol. 68, N 1—2, p. 107—133. — *Heinrich G.* The structure and the essential oil of a certain type of gland hair in *Monarda fistulosa*. — Biochem. Physiol. Pflanzen, 1977, Bd 171, Hf 1, S. 17—24. — *Levin D. A.* The role of trichomes in plant defense. — Quart. Rev. Biol., 1973, vol. 48, N 1, pt 1, p. 3—15. — *Mackenzie J. M.*, *Jr.*, *Briggs W. R.*, *Pratt L. H.* Intracellular phytochrome distribution as a function of its molecular form and of its destruction. — Amer. J. Bot., 1978, vol. 65, N 6, p. 671—676. — *Mancinelli A. L.* Light-dependent anthocyanin synthesis : a model system for the study of plant photomorphogenesis. — Bot. Rev., 1985, vol. 51, N 1, p. 107—157. — *Parham R. A.*, *Kaustinen H. M.* On the site of tannin synthesis in plant cells. — Bot. Gaz., 1977, vol. 138, N 4, p. 465—467. — *Pratt L. H.* Molecular properties of phytochrome. — Photochem., Photobiol., 1978, vol. 27, N 1, p. 81—105. — *Pryce R. I.* Gallic acid as a natural inhibitor of flowering in *Kalanchoe blossfeldiana*. — Phytochemistry, 1972, vol. 11, N 6, p. 1911—1918. — *Schnepf E.* Tubuläres endoplasmatisches Reticulum in Drüsen mit lipophilen Ausscheidungen von *Ficus*, *Ledum*, *Salvia*. — Biochem. Physiol. Pflanzen, 1972, Bd 163, Hf 2, S. 113—125. — *Uphof J. C. Th.* Plant hairs. — In: Linsbauer K., Tischler G., Pascher A. (Eds). Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin; Nikolassee : Gebrüder Borntraeger, 1962, Bd 4, т. 5, S. 1—206. — *Verbelen J. P.*, *Pratt L. H.*, *Butler W. L.*, *Tokuyasu K.* Localization of phytochrome in oats by electron microscopy. — Plant Physiol., 1982, vol. 70, N 4, suppl., p. s4—s8. — *Vermeer J.*, *Peterson R. L.* Glandular trichomes on the inflorescence of *Chrysanthemum morifolium* cv Dramatic (*Compositae*). II. Ultrastructure and histochemistry. — Canad. J. Bot., 1979, vol. 57, N 7, p. 714—729. — *Young S. R.*, *Martin G. R.* Optics of retinal oil droplets: a model of light collection and polarization detection in the avion retina. — Vision Res. (Intern. J. Visual Sci.), 1984, vol. 24, N 2, p. 129—137.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Агрофизический научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 19 V 1986.

SUMMARY

Rough endoplasmic reticulum and Golgi apparatus are the predominant organelles of the glandular hair. Unlike scales, glandular hair ultrastructure is not characteristic of specialized terpenoidogenic formations. This type of *Perilla* glandular trichomes perhaps in the centre of biosynthesis of shikimic acid derivatives, i. e. auxins and phenols which may act as inhibitors of flowering. In addition, glandular hair can be regarded as a specialized photoreceptor peculiar to *Perilla* leaves.

УДК 581.8 : 581.47 : 582.948.2

В. Ф. Войтенко, С. Н. Опарина

АНАТОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕТЕРОКАРПИИ В СЕМЕЙСТВЕ *BORAGINACEAE*

V. F. VOYTENKO, S. N. OPARINA. ANATOMICAL ANALYSIS OF HETEROCARPY IN THE *BORAGINACEAE* FAMILY

Излагаются результаты анатомического изучения плодов у ряда гетерокарпных представителей сем. *Boraginaceae*. Сравнительный анализ гетероморфных эремов в пределах одного ценобия показал существенные различия по анатомическому строению их перикарпия и спермодермы. Обсуждаются пути изменения анатомических структур при переходе от диаспор анцестрального типа ко вторичным при ди-, три- и тетраморфизме эремов. Намечаются основные тенденции в эволюции карпологических структур у изученных гетерокарпных представителей семейства.

Материалы настоящей статьи представляют часть комплексного изучения гетерокарпии в сем. *Boraginaceae*. В предыдущем сообщении (Войтенко, Опарина, 1985) для семейства был описан особый подтип гетерокарпии — гетероэремокарпия (морфологическая неоднородность эремов в пределах одного ценобия). У изученных видов эремы в плоде различались по таким признакам, как форма, вес, размеры, способность отделения от карпобазиса, наличие и тип придатков, а также по способу диссеминации. По числу разнотипных эремов в ценобии были выделены диморфная, триморфная и тетраморфная гетероэремокарпии.

Специальных анатомических исследований гетерокарпных диаспор до последнего времени практически не проводилось. В литературе имеются лишь фрагментарные сведения относительно отдельных немногих видов (Янишевский, 1927; Pandey, Singh, 1978; Войтенко, 1981; Войтенко, Опарина, 1984; Hilger, Richter, 1982; Giberti, 1984). Настоящий специальный анатомический анализ гетерокарпии в пределах целого семейства представляет собой по существу первую попытку такого рода. Анатомии плодов бурачниковых посвящены две работы А. И. Федосеевой (1935, 1956), однако сведения о гетерокарпии в них отсутствуют.

Что можно ожидать в конечном счете от изучения гетерокарпии в анатомическом аспекте?

Во-первых, требует документального подтверждения сам факт разнотипности диаспор по анатомическим признакам. Принято считать, что микроморфологические признаки более устойчивы и консервативны, чем макроморфологические. Отсюда можно предположить, что гетероморфные эремы не всегда будут различаться по анатомическому строению, тем более что в литературе есть сведения об отсутствии анатомических различий при гетерокарпии (Голова, 1973).

Во-вторых, важно установить размах изменчивости анатомо-карпологических структур у гетерокарпных растений, и в особенности для таких форм гетерокарпии, при которых разнотипные диаспоры формируются в пределах одного плода (гетероартрокарпия, гетеромерикарпия и гетероэремокарпия). Неясно, насколько глубоки могут быть эти различия — затрагивают ли они только количественные признаки (размеры клеток, число клеточных слоев) или переходят в более глубокие, качественные изменения.

В-третьих, анатомическое исследование гетерокарпии может представить наглядную иллюстрацию основных путей эволюции плодов в пределах изучаемых таксонов, так как у гетерокарпного вида, как правило, сочетаются первичная (исходная) и вторичная (производная) структуры диаспор.

Исходя из указанных общих предпосылок, ставились конкретные задачи настоящего исследования — изучить в сравнительном плане анатомическое строение перикарпия и спермодермы гетероморфных в пределах ценобия эремов у видов с разным систематическим положением в семействе, с разными формами гетероэремокарпии и разной степенью ее проявления.

Материал и методика

Объектами исследования были восемь гетерокарпных видов бурачниковых, относящихся к четырем родам и трибам семейства. Карпологические сборы по двум видам — *Echium vulgare* L. и *Buglossoides arvensis* (L.) Johnst., достаточно широко распространенным в средней полосе СССР, проведены на территории Ульяновской обл. Плоды шести других видов — *Lappula barbata* (Bieb.) Guerke, *L. drobovii* (M. Pop.) M. Pop. ex Pavl., *L. microcarpa* (Ledeb.) Guerke, *L. semialata* M. Pop., *Heterocaryum subsessile* Vatke, *H. szovitsianum* (Fisch. et Mey.) A. DC. — обитателей предгорий, песчаных пустынь и полупустынь Средней Азии — собирали в окрестностях г. Душанбе. Материалом для изучения послужили также образцы карпологической коллекции кафедры высших растений Московского государственного университета.

Плоды разных фаз зрелости фиксировали в ацеталкоголе. Для размягчения сухих плодов использовали смесь этилового спирта, глицерина и воды (1 : 1 : 1) и лактофенол. Срезы делали от руки и обрабатывали по общепринятой методике приготовления постоянных препаратов. Окраску на пектин производили алциановым синим, на одревеснение — слабым водным раствором сафранина и перманганатом калия по Меуле, на клетчатку — хлор-цинк-иодом и по методу Иогансена. Все рисунки делали при помощи рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования

Среди изученных объектов диморфные эремы свойственны видам родов *Echium*, *Buglossoides* и *Lappula*. Исключение из последнего рода составляет *L. semialata* — единственный из изученных видов с триморфными эремами. Тетраморфные эремы присущи видам рода *Heterocaryum*.

Рассмотрим диморфный тип гетероэремокарпии.

У *Echium vulgare*, где морфологическая неоднородность эремов проявляется факультативно (не во всех плодах на особи), анатомические различия в строении покровов нами не установлены.

У *Lappula barbata* наиболее существенные морфологические различия эремов касаются способности отделения их от карпобазиса и типа придатков. В ценобии формируются выпадающие и невыпадающие эремы[1] (рис. 1). Анатомические различия гетероморфных эремов в основном носят количественный характер. У невыпадающих эремов перикарпий утолщен из-за более высоких клеток наружной эпидермы и большего числа слоев паренхимных клеток, слагающих мезокарпий. Мезокарпий выпадающих эремов в спинных гранях 3—4-слойный, невыпадающих — 5—7-слойный; в боковых гранях — 3—6-слойный между буграми и 7—9-слойный в буграх у выпадающих и соответственно 8—9- и 9—10-слойный у невыпадающих. Клетки периферических слоев мезокарпия у невыпадающих эремов менее сдавлены и в 1.5—2 раза крупнее, чем у выпадающих. Клетки внутренней эпидермы в обоих случаях облитерированы, сильнее у невыпадающих эремов, в их спинных гранях они практически не просматриваются. Сходные в основных чертах различия в анатомии покровов свойственны *Lappula microcarpa* и *Buglossoides arvensis*. Для них мы приводим более подробные данные в табл. 1.

Резкий диморфизм эремов в плоде характерен для *Lappula drobovii*, у которого сочетаются выпадающие окрыленные и невыпадающие бескрылые эремы (рис. 2). Толщина покровов у последних бóльшая, чем у первых, но в отличие

---

[1] Принятые нами обозначения для морфотипов отражают наиболее характерные морфологические признаки эремов.

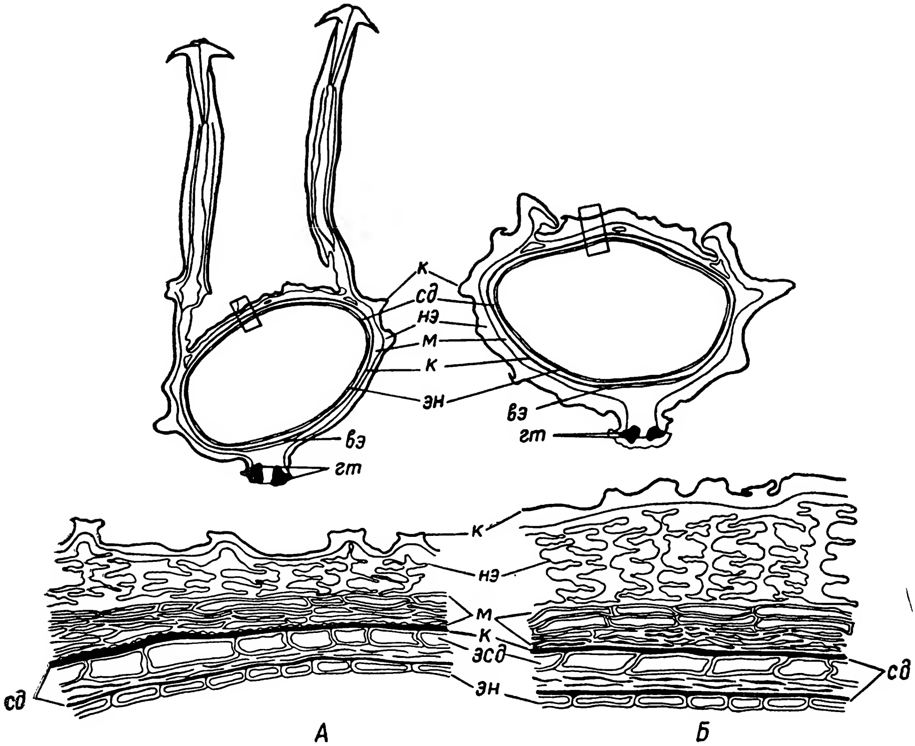


Рис. 1. Диморфная гетероэремокарпия *Lappula barbata*.

А — схема поперечного сечения и фрагмент структуры перикарпия и спермодермы спинных граней (диска) выпадающего эрема; *Б* — то же для невыпадающего эрема; *к* — кутикула, *нэ* — наружная эпидерма, *м* — мезокарпий, *вэ* — внутренняя эпидерма, *сд* — спермодерма, *эсд* — эпидерма спермодермы, *эн* — эндосперм, *гт* — гидроцитная ткань.

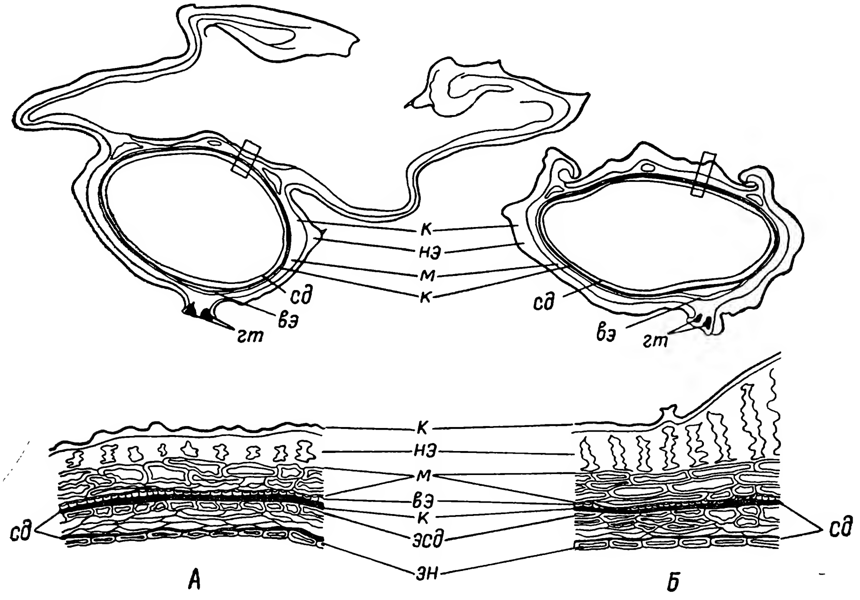


Рис. 2. Диморфная гетероэремокарпия *Lappula drobovii*.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ТАБЛИЦА 1

Различия анатомического строения эремов при гетероэремокарпии диморфного типа

Зоны перикарпия и спермодермы	Морфотип эремов	
	выпадающий	невыпадающий
	Buglossoides arvensis	
Наружная эпидерма	Клетки несколько вытянуты тангентально; все стенки их слегка утолщены, радиальные — извилистые	Клетки в очертаниях квадратные или несколько вытянуты радиально; наружные стенки с сосочковидными выростами, радиальные — прямые или очень слабо извилистые
Мезокарпий		
а) склеренхиматическая зона	4—6-слойная; толщина 52.0—87.0,* в области фуникулярного пучка до 250.0	8—12-слойная; толщина 72.0—137.0, в области фуникулярного пучка до 300.0
б) паренхиматическая зона	Толщина 15.0—25.0, клетки сильно сдавлены радиально, почти веретеновидные	Толщина 52.5—57.0, клетки в 1.5 раза крупнее и менее сдавлены, неправильные по форме
Толщина внутренней эпидермы	35.0—40.0	47.0—55.0
	Lappula microcarpa	
Толщина наружной эпидермы	В диске 14.5±0.1 и 50.0±0.1,** в боковых гранях 35.0±0.1 и 75.0±0.1, в брюшных — 24.0±±0.1 и 45.0±0.1	В диске 35.0±0.1 и 73.0±0.3, в боковых гранях 55.0±0.1 и 90.0±0.1, в брюшных — 40.0±±0.1 и 90.0±0.1
Мезокарпий		
а) спинных граней	Толщина 11.0±0.1 и 14.0±0.1, 3—4-слойный, клетки более или менее однотипны	Толщина 20.0±0.1, 3—4-слойный, клетки внутренних слоев более сдавлены
б) боковых граней	Толщина 14.0±0.1 и 19.0±0.1; между буграми 5—7-слойный, в буграх 8—10-слойный, клетки внутренних слоев слабо сдавлены	Толщина 25.0±0.1 и 30.0±0.1; между буграми 8—10-слойный, в буграх 13—14-слойный, клетки внутренних слоев сдавлены сильнее
в) в зоне боковых проводящих пучков	3—4-слойный: 1—2 слоя над пучком и 2 — под ним; клетки довольно сильно сдавлены радиально, веретеновидные	5—6-слойный: 2—3 слоя над пучком и 3 — под ним; клетки неправильной формы, почти не сдавлены радиально
г) брюшных граней	Толщина 18.5±0.1; 4—5-слойный: 3—4 внутренних слоя из веретеновидных клеток	Толщина 24.0±0.1; 5-слойный: 2—3 внутренних слоя из веретеновидных клеток
Внутренняя эпидерма	Просматривается только в зоне рубчика	Кроме рубчика, в боковых гранях видны одиночные или группами по 3 хорошо сохранившиеся клетки
Спермодерма	Толщина 17.8±0.1, эпидерма — 6.2±0.5; субэпидермальные слои в боковых гранях не дифференцированы	Толщина 22.0±0.1, эпидерма — 8.0±0.3; субэпидермальные слои почти по всей окружности эрема дифференцированы, исключая небольшие участки брюшных граней, область боковых пучков и трахеидного острова

* Все размеры даны в микрометрах.

** В случае, если указаны два показателя, больший — для бугров, меньший — для участков между ними.

от *L. barbata* это достигается лишь за счет наружной эпидермы. Мезокарпий, несмотря на близкие количественные характеристики, имеет разную степень дифференциации клеток.[2] Наружные его слои у окрыленных эремов слабо сдавлены, клетки неправильные. Их линейные размеры по радиальной оси колеблются от 5.0 до 11.5, по тангентальной — от 11.5 до 65.0 мкм. Клетки внутреннего слоя мезокарпия сильно сдавлены радиально, их полости щелевидные или совсем не просматриваются. Мезокарпий бескрылых эремов более плотный и однородный. Его клетки относительно правильные, вытянуты строго тангентально; их линейные размеры вдоль радиуса колеблются в узких пределах: 3.7—4.4 для наружного и внутреннего и 7.5—7.7 мкм для среднего слоев.

Различия касаются и спермодермы разнотипных эремов. У окрыленных она тоньше, клетки ее эпидермы мельче. У бескрылых эремов выражены крупные клетки первого—второго субэпидермальных слоев, по форме и характеру утолщений стенок аналогичные клеткам эпидермы, а остальные 2—3 слоя состоят из сильно сдавленных веретеновидных клеток.

При триморфной гетероэремокарпии (*L. semialata*) плод включает выпадающий длинношипый, невыпадающий короткошипый и выпадающий окрыленный эремы.

По структуре перикарпия выпадающий длинношипый эрем этого вида аналогичен выпадающему эрему *L. barbata*. Дифференциация мезокарпия у него лишь намечается (рис. 3, *А*). У невыпадающего короткошипого эрема в целом более мощные перикарпий и в особенности наружная эпидерма (рис. 3, *Б*). Паренхима мезокарпия у него более гетерогенна: клетки наружного слоя значительно крупнее нижележащих и в общей структуре мезокарпия доминируют. Выпадающий окрыленный эрем по структуре перикарпия близок к таковому *L. drobovii*. По сравнению с выпадающим длинношипым эремом его перикарпий более толстый (рис. 3, *В*). Наружная эпидерма — самая тонкая среди всех трех морфотипов эремов этого вида. В мезокарпии четко выделяются клетки двух типов: 2—3 верхних слоя образованы клетками, форма, размеры и ориентация которых не имеют аналогий по сравнению с другими морфотипами эремов; 1—2 (редко 3) нижележащих слоя состоят из сдавленных, тангентально вытянутых клеток веретеновидной формы. Таким образом, у окрыленных эремов имеют место не только количественные изменения, но появляются и качественно отличные структуры.

При тетраморфной гетероэремокарпии — виды рода *Heterocaryum* — плод, помимо эремов трех морфотипов, свойственных *Lappula semialata*, включает четвертый трудновыпадающий короткошипый эрем (рис. 4). Эремы в ценобии располагаются в строго определенных местах: невыпадающий короткошипый — адаксиальный, трудновыпадающий короткошипый — абаксиальный, выпадающий длинношипый — всегда левый по отношению к оси соцветия и выпадающий окрыленный — всегда правый.

Мощность перикарпия в целом и его отдельных зон по числу клеточных слоев у эремов последовательно уменьшается в ряду морфотипов: *I—II—III—IV*. У эремов морфотипа *III* мезокарпий слабо дифференцирован (рис. 5, *А*, *III*; *Б*, *III*). У морфотипа *I* дифференциация мезокарпия большая, особенно заметная в буграх спинных граней, где имеются три типа клеток, различающихся по форме и размерам: изодиаметрические, неправильные тангентально вытянутые и веретеновидные (рис. 5, *А*, *I*). В боковых гранях эремов этого морфотипа наружная эпидерма полностью отсутствует; мезокарпий непосредственно прилегает к паренхиме карпобазиса (рис. 5, *Б*, *I*). Перикарпий эрема морфотипа *II* по структуре занимает промежуточное положение между *III* и *I* (на рис. 5 он поэтому не приводится). Самый тонкий мезокарпий у выпадающих окрыленных эремов характеризуется наибольшим разнообразием клеток (рис. 5, *А*, *IV*; *Б*, *IV*); его структура сопоставима с таковой окрыленных эремов *L. drobovii* и *L. semialata*.

Различия наблюдаются также в строении спермодермы гетероморфных эремов. Толщина ее у выпадающих эремов (*III* и *IV*) одинакова: 12.5 в спинных

---

[2] Здесь и далее под дифференциацией имеются в виду лишь различия клеток той или иной зоны перикарпия по форме и размерам, а также по топографии.

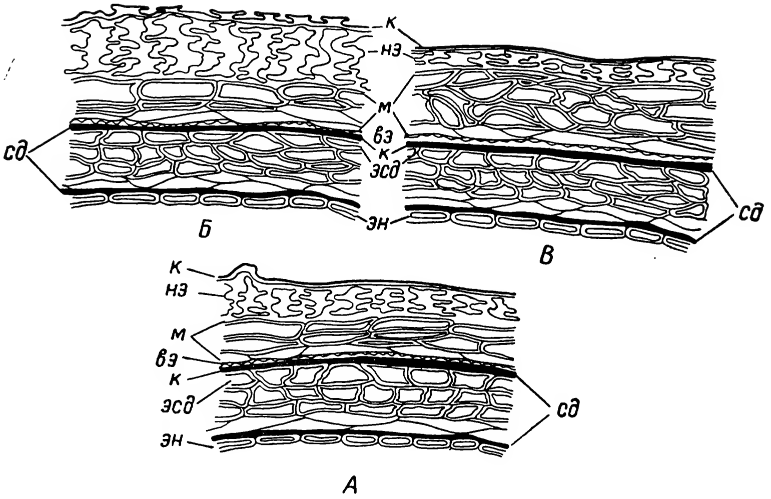


Рис. 3. Фрагменты структуры перикарпия и спермодермы спинных граней (диска) выпадающего длинношипого (*А*), невыпадающего короткошипого (*Б*) и выпадающего окрыленного (*В*) эремов *Lappula semialata.*

Обозначения те же, что и на рис. 1.

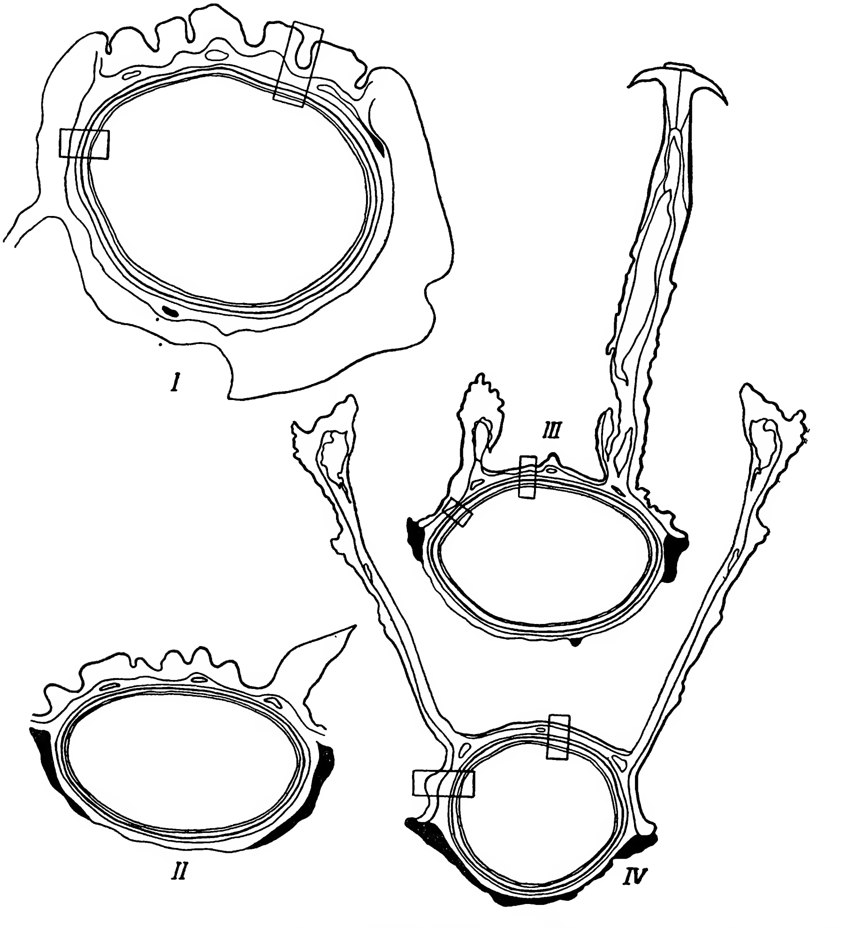


Рис. 4. Схема поперечного сечения гетероморфных эремов *Heterocaryum subsessile.*

I — невыпадающий короткошипый (адаксиальный), *II* — трудновыпадающий короткошипый (абаксиальный), *III* — выпадающий длинношипый (всегда левый по отношению к оси соцветия), *IV* — выпадающий окрыленный (всегда правый).

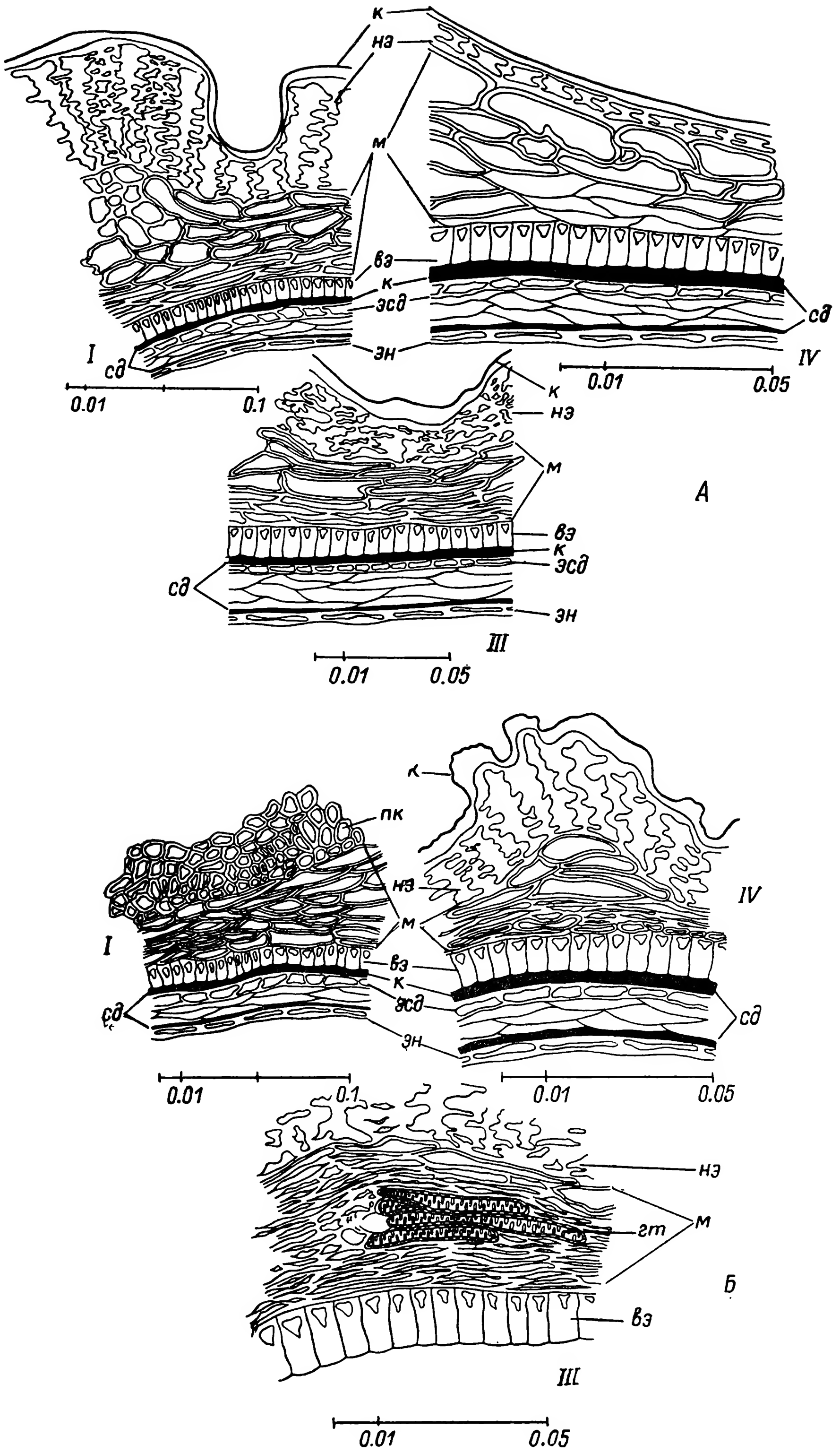


Рис. 5. Фрагменты структуры перикарпия и спермодермы спинных (*А*) и боковых (*Б*) граней гетероморфных эремов *Heterocaryum subsessile*.

пк — паренхима карпобазиса; остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 4.

и брюшных, 17.5 мкм — в боковых гранях; у трудновыпадающих короткошипых (*II*) — 14.5 и 21.0, у невыпадающих короткошипых (*I*) — 16.5 и 25.0 мкм соответственно. В такой же последовательности увеличивается и толщина наружной кутикулы спермодермы: у выпадающих она равна 2.5, у трудновыпадающих — 3.5, у невыпадающих — 5.0 мкм.

К приведенному выше описанию надо добавить еще одну особенность разнотипных эремов. У представителей родов *Lappula* и *Heterocaryum* имеется система водообеспечения эремов, состоящая из обширных зон гидроцитной ткани и трахеид. Гидроциты имеют характерные сетчатые утолщения оболочек (рис. 5, *Б*, *III*). В мезокарпии они располагаются двумя продольными тяжами, идущими параллельно рубчику, вытянутому вдоль всего эрема от его основания до верхушки. По расположению и объему гидроцитной ткани видовые различия выражены слабее, чем между морфотипами эремов одного вида. У выпадающих эремов объем гидроцитной ткани больше, чем у невыпадающих. Кроме того, у них гидроциты располагаются на поверхности рубчика и прилегают непосредственно к карпобазису (рис. 1, *А*; 2, *А*; 4, *II*, *III*, *IV*). У невыпадающих адаксиальных эремов гидроцитная ткань меньше по объему и отгорожена от карпобазиса мезокарпием в зоне рубчика (рис. 1, *Б*; 2, *Б*; 4, *I*). Смежное расположение гидроцитов с карпобазисом у выпадающих эремов обусловливает формирование разделительной ткани и их отделение. Своеобразный барьер из ткани мезокарпия в зоне рубчика у адаксиального эрема препятствует его выпадению.

Различия в топографии гидроцитной ткани эремов лежат также в основе разного их поведения при прорастании. Обсуждение этого вопроса выходит за пределы данной статьи.

Гетероморфные эремы характеризуются разнообразными придатками. Среди них мы выделяем крючочки, шипики, шипы и окрыления. Крючочки — изогнутые выросты наружных стенок клеток наружной эпидермы. Шипики — многоклеточные короткие, конические, сильно расширенные при основании выросты околоплодника, свободная часть которых образована только клетками эпидермы; заканчиваются якорной головкой; образуют центральный продольный гребень диска и располагаются также на боковых поверхностях эрема. В отличие от шипов их внутренняя структура однообразна (рис. 6, *в*). Шипы — сравнительно длинные, расширенные при основании, постепенно суженные к верхушке выросты околоплодника, образованные по всей длине клетками эпидермы и тканью мезокарпия. Заканчиваются якорной головкой. Располагаются всегда по краям диска и иногда — по бокам эремов. Шипы могут быть двоякими: а) длинные, паренхима мезокарпия располагается по всей длине шипа, часто полые (рис. 6, *а*); б) короткие, из-за разрыва наружной эпидермы и мезокарпия полость шипа оказывается открытой к диску эрема (рис. 6, *б*). Вторые могут рассматриваться как дериваты первых. Окрыление — высокая перепончатая кайма разнообразной формы, окружающая диск, образовано эпидермой и тканью мезокарпия (рис. 6, *А*—*В*). На основе внешнего и внутреннего строения мы выделяем три варианта окрылений: А) относительно невысокое, прямое, анатомически сходное со строением шипа *а* (рис. 6, *А*); Б) высокое, слегка чашевидное, с эпидермой, располагающейся лишь на наружной поверхности крыла (рис. 6, *Б*); В) чашевидно-вогнутое, с сильно загнутой внутрь закраиной, анатомически сходно с крылом *Б* (рис. 6, *В*).

Окрыление — явно вторичный тип придатка по сравнению с шипами. Как и шипы, окрыления развиваются по краю диска; онтогенетическая связь шипов *а* с окрылением *А* особенно заметна (рис. 6, *а*, *А*). На первых этапах онтоморфогенеза эремов по краю диска происходят заложение и развитие шипов; лишь позже их основания срастаются, образуя невысокую, сравнительно прямую кайму. При этом свободные верхушки шипов остаются на закраине каймы. Крылья *Б* и *В* — более специализированные структуры по сравнению с крылом *А*. Они закладываются с самого начала в виде валика, несущего на поверхности бугорки шипов (Hilger, 1981a). Шипы *а* (в меньшей степени *б*) обеспечивают эремам эпизоохорный способ дисперсии, который является исходным для многих бурачниковых. Появление окрыления у эремов обусловило их анемохорную дисперсию (Hilger, 1981b), причем окрыления *А* и *Б* способствуют эуанемохории, а окрыление *В* — анемогеохории. С точки зрения эффективно-

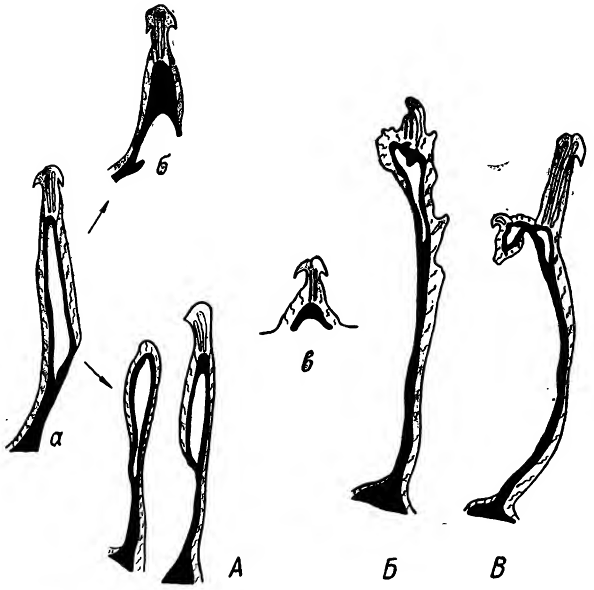


Рис. 6. Схема продольного сечения придатков гетероморфных эремов сем. *Boraginaceae*.

(*а*, *б* — шипы; *в* — шипик; *А*, *Б*, *В* — окрыления, затушеванные участки — мезокарпий.

сти дисперсии, аэродинамические свойства крыла *В* более совершенны, чем *Б* и тем более *А* (Левина, 1967). У трудно отделяющихся или вовсе неотделяющихся эремов шипы слабо выражены. В первом случае говорят об ателехории (утрата способности к дальнему распространению), во втором — об антителехории, т. е. отсутствии всякой дисперсии (Zohary, 1937; Pijl, 1969).

Каждый морфотип эремов характеризуется своим собственным набором придатков, и наиболее существенные различия между ними связаны именно с особенностями этих придатков и их сочетанием на поверхности эремов. В табл. 2 приведены данные о приуроченности тех или иных придатков к определенному морфотипу эремов для изученных нами видов.

На основании приведенных данных, таблиц и рисунков можно сделать вывод, что в целом анатомические различия гетероморфных (в пределах ценобия) эремов у бурачниковых включают:

1) мощность развития перикарпия в целом;
2) соотношение слоев перикарпия по качественным и количественным характеристикам;
3) соотносительное развитие перикарпия и спермодермы;
4) толщину и размеры клеток наружной эпидермы перикарпия;
5) степень дифференциации мезокарпия;
6) объем и локализацию гидроцитной ткани в мезокарпии;
7) степень выраженности внутренней эпидермы перикарпия;
8) толщину спермодермы и степень дифференциации ее субэпидермальных слоев;
9) особенности развития разделительной ткани в зоне цикатрикса;
10) внутреннюю структуру и тип придатков.

Обсуждение результатов

В результате морфологического изучения гетероэремокарпии в сем. *Boraginaceae* мы приняли за первичный исходный морфотип выпадающие шиповатые эремы, имеющиеся в плодах большинства изученных видов (Войтенко, Опарина, 1985). Анатомические данные убеждают в правильности такого заключения.

Во-первых, у этих эремов мощность околоплодника и отдельных его слоев, доля участия эпидермы в общей толщине околоплодника и соотношение околоплодника и спермодермы характеризуются по сравнению с другими морфоти-

ТАБЛИЦА 2

Приуроченность придатков к разнотипным эремам при гетероэремокарпии

Вид	Морфотип эремов в пределах ценобия	Тип придатков			
		шипы	окрыление	шипики	крючочки
Buglossoides arvensis	Выпадающий	—	—	—	—
	Невыпадающий	—	—	—	—
Lappula microcarpa	Выпадающий	*а*	—	+	+
	Невыпадающий	*б*	—	+	+
L. barbata	Выпадающий	*а*	—	+	+
	Невыпадающий	*а, б*	—	+	—
L. drobovii	Выпадающий окрыленный	—	*В*	—	+
	Невыпадающий бескрылый	*б*	—	—	—
L. semialata	Выпадающий окрыленный	—	*А*	+	+
	Выпадающий длинношипый	*а*	—	—	—
	Невыпадающий короткошипый	*б* или редко *а*	—	—	—
Heterocaryum subsessile	Морфотип I	*б*	—	—	—
	» II	*а, б*	—	+	—
	» III	*а*	—	+	—
	» IV	—	*Б*	—	—
H. szovitsianum	» I	*б*	—	—	+
	» II	*а, б*	—	+	+
	» III	*а*	—	+	—
	» IV	—	*Б*	—	—

Примечание. Прочерк означает отсутствие придатков соответствующего типа, а «+» — их наличие.

пами средними величинами. Особенно четко эта закономерность просматривается при три- и тетраморфизме эремов (рис. 3—5). Во-вторых, мезокарпий выпадающих шиповатых эремов сравнительно плотный, более однородный, слабо дифференцированный (рис. 3, 5). И, в третьих, эти эремы снабжены шипами типа *а*, явно первичными по отношению ко всем другим видам придатков.

Морфологическая дивергенция эремов исходного морфотипа у всех гетероэремокарпных видов приводит к возникновению двух типов эремов: невыпадающих короткошипых и (или) легковыпадающих окрыленных. Эта четко выраженная общая тенденция находит отражение и в соответствующих изменениях анатомических структур. Отметим некоторые специфические черты этих изменений при ди-, три- и тетраморфизме.

При диморфной гетероэремокарпии (*Buglossoides arvensis*, *Lappula barbata*, *L. microcarpa*) анатомические различия между морфотипами достигаются в основном за счет количественных изменений (табл. 1, рис. 1). У невыпадающих эремов по сравнению с выпадающими возрастают толщина перикарпия, число его слоев и размеры паренхимных клеток 1—2 наружных слоев мезокарпия. По краям диска шипы *а* заменяются их дериватами — шипами *б*.

При триморфной гетероэремокарпии (*L. semialata*) переход от исходного морфотипа к производному — единственному невыпадающему — сопровождается также лишь количественными изменениями (рис. 3, *А*, *Б*). Появление другого производного морфотипа (выпадающие окрыленные эремы), качественно нового для рода *Lappula*, сопровождается достаточно глубокими перестройками внутренней структуры (рис. 3, *А*, *В*), заменой шипов окрылением типа *А*.

Производные морфотипы, наблюдаемые у *L. semialata*, свойственны также диморфному *L. drobovii* (рис. 2). Однако исходная структура — выпадающие шиповатые эремы — у последнего вида полностью утрачена. Большая степень продвинутости гетероэремокарпии *L. drobovii* среди названных вариантов диморфного типа выражается также в том, что у него вторичный тип окрыления (*В*).

При тетраморфной гетероэремокарпии (виды рода *Heterocaryum*) исходный морфотип (выпадающий шиповатый эрем *III*) дает в ходе эволюции два произ-

ТАБЛИЦА 3

Основные тенденции в эволюции структур плода гетерокарпных представителей сем. *Boraginaceae*

Структура и признак	Тенденции
Перикарпий в целом	Средний по толщине → толстый → тонкий
Наружная эпидерма	Средняя по толщине → мощная → тонкая
Мезокарпий	а) возрастание или уменьшение мощности б) среднее число слоев → многослойный → небольшое число слоев в) слабо дифференцированный → хорошо дифференцированный г) уменьшение объема гидроцитной ткани и ее локализация в зоне рубчика
Внутренняя эпидерма	Увеличение размера клеток
Спермодерма	Увеличение абсолютной толщины
Связь с карпобазисом	а) выпадающие эремы → трудновыпадающие → невыпадающие
Тип придатков	а) шипы типа *а* → шипы *б* → крыло *А* б) появление окрыления *Б* и *В*
Способ дисперсии	а) гаплохория → диплохория → полихория б) эпизоохория → анемогеохория → антителехория в) барохория → антителехория

водных морфотипа — адаксиальный невыпадающий (*I*) и легковыпадающий окрыленный (*IV*). Морфотип *II* является переходным от *III* к *I*. Этот переход аналогичен тому, что наблюдается у *L. semialata*. Переход от *III* к *IV* сопровождается качественными изменениями, в том числе появлением крыла типа *Б*.

Проведенный анализ гетероэремокарпии у бурачниковых, сочетающих в пределах одного плода эремы со следами редукции и новообразованиями, позволяет наметить некоторые тенденции в эволюции анатомо-карпологических структур в изученном семействе. Они отражены в табл. 3.

В заключение считаем приятным долгом поблагодарить Р. Е. Левину и Н. П. Старшову за чтение рукописи и ценные советы.

ЛИТЕРАТУРА

Войтенко В. Ф. Гетерокарпия у растений флоры СССР. I. *Tragopogon dubius* Scop. (сем. *Asteraceae*). — В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1981, с. 44—64. — *Войтенко В. Ф.*, *Опарина С. Н.* Особенности анатомического строения плодов гетерокарпных видов растений. — В кн.: I Всесоюз. конф. по анатомии растений: Тез. докл. Л.: Наука, 1984, с. 39—40. — *Войтенко В. Ф.*, *Опарина С. Н.* Гетерокарпия в семействе *Boraginaceae*. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 7, с. 865—875. — *Голова Т. П.* Гетерокарпия у амброзии полыннолистной. — Тр. Харьковск. с.-х. ин-та, 1973, т. 186, с. 130—133. — *Левина Р. Е.* Плоды. Морфология, экология, практическое значение. Саратов: Приволжск. кн. изд-во, 1967. 215 с.— *Федосеева А. И.* К анатомо-карпологической характеристике семейства *Boraginaceae*. — Тр. Воронежск. ун-та. Бот. отд., 1935, т. 7, с. 43—67. — *Федосеева А. И.* Микрокарпологическая таблица для определения родов бурачниковых европейской части СССР. — Тр. Воронежск. ун-та. Почв.-бот. вып., 1956, т. 36, с. 57—63. — *Янишевский Д. Е.* К характеристике *Polygonum salsugineum* М. В. и гетерокарпия у рода *Polygonum* секции *Avicularia*. — Изв. Саратовск. об-ва естествоисп., 1927, т. 2, вып. 1, с. 16—19. — *Giberti C. C.* Morfologia y modo de crecimiento del fruto en los gèneros *Trachystoma* O. E. Schulz y *Ceratocnemum* Cosson et Balansa (*Brassiceae*, *Cruciferae*). — An. Jard. Bot. Madrid, 1984, vol. 41, N 1, p. 59—81. — *Hilger H. H.* Die Pericarpentwicklung geflügelter Klausen aus dem Paracaryum—Verwandschaftskreis (*Cynoglosseae*, *Boraginaceae*). — Plant Syst. Evol., 1981a, vol. 138, N 1, p. 73—88. — *Hilger H. H.* Entwicklungstendenzen im Fruchtbau der anemochoren Boraginaceengattungen *Mattiastrum* und *Paracaryum*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1981b, Bd 94, S. 677—687. — *Hilger H. H.*, *Rich-*

ter U. Untersuchungen zur Ausbildung der Klausen und ihrer Oberflächenskulpturen bei *Paracaryum intermedium* (*Boraginaceae*) aus Jordanien. — Beitr. Biol. Pflanzen, 1982, Bd 57, N 2, S. 205—220. — *Pandey A. K.*, *Singh R. P.* Development of seed and fruit in *Dimorphotheca sinuata* DC. — Flora, 1978, vol. 167, N 1, p. 57—64. — *Pijl L.*, van der. Principles of dispersal in higher plants. Berlin etc.: Springer, 1969. 154 p. — *Zohary M.* Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas. — Beih. Bot. Centralbl., 1937, Abt. A, Bd 56, N 1, S. 1—155.

Ульяновский педагогический институт. Получено 27 V 1985.

SUMMARY

The results of anatomical study of fruits in some heterocarpic representatives of *Boraginaceae* family are given. The comparative analysis of heteromorphic eremes in a coenobium revealed essential differences in the anatomical structure of their pericarp and spermoderm. The ways of anatomical alterations during the course of transition from diaspores of ancestral type to the secondary ones in di-, tri- and tetramorphisms of eremes are discussed. The main trends in the evolution of carpological structures in the heterocarpic representatives of the family examined here are outlined.

ТОМ 72 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1987, № 5

Б. А. Юрцев

ПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ КАК ОБЪЕКТ ГЕОБОТАНИКИ, ФЛОРИСТИКИ, БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ [1]

B. A. YURTSEV. PLANT POPULATIONS AS AN OBJECT OF GEOBOTANY, FLORISTICS AND BOTANICAL GEOGRAPHY

Одним из центральных понятий цикла наук о растительном покрове является популяция (население) в самом широком (исходном!) — демографическом значении термина. Популяциям видов наземных растений присущи диалектически противоречивые качества: способность к расселению на фоне мозаичной среды (с сохранением определенной меры интеграции) и способность к экотопической дифференциации («встраиванию» в жесткую матрицу экотопов). Микроэволюция в природных популяциях не всегда имеет выход в макроэволюцию, ее самая общая функция — тонкая регулировка генофонда популяции применительно к условиям конкретных экотопов. В статье рассматриваются факторы генетической дифференциации ценопопуляций одного вида на соседних контрастных экотопах (несмотря на панмиксию и обмен диаспор); факторы связи между разобщенными ценопопуляциями вида, принадлежащими сообществам одной ассоциации; факторы интеграции географических популяций, дополняющие панмиксию. Двум вышеупомянутым качествам популяций соответствуют такие качества растительного покрова суши, как связность (организованность как системы региональных популяций) и мозаичность (матричность).

Развитие понятийно-терминологического аппарата таких наук, как геоботаника, флористика, ботаническая география, имеющих дело с территориальными совокупностями растений, невозможно без введения специального понятия и термина для совокупности особей того или иного вида на конкретной территории (в топографическом контуре). В этом значении у нас обычно употребляются два термина: русский — «население» и международный — «популяция» (от латинского populatio — население). Правда, термин «популяция» был впервые (более или менее строго) введен в биологическую литературу генетиками в специальном и более узком значении (Скворцов, 1982 : 6). В. Иогансен предложил именовать им генетически гетерогенные совокупности особей одного вида, противопоставляя последние «чистым линиям». Позднее (но также в генетическом контексте) термин «популяция» стал широко употребляться для обозначения совокупности особей, связанных панмиксией и потому образующих единый генофонд; при этом предполагается та или иная степень обособленности последнего от генофонда соседних популяций — из-за частичной или полной (временной) репродуктивной изоляции, затрудняющей панмиксию (см., например, Mayr, 1963). Изучение природных популяций в генетическом аспекте составляет предмет генетики (и фенетики) популяций; к сожалению, исследования в этой области (особенно в нашей стране) на ботанических объектах резко отстают от таковых на объектах зоологических.

Распознание в природе и разграничение генетических (=амфимиктических!) популяций встречается с серьезными, подчас непреодолимыми трудностями. Так, оно легче осуществимо в случае значительной топографической изоляции природных популяций (населений), но крайне затруднено у активных (процветающих) видов с огромным сплошным ареалом и широкой экологической амплитудой в его пределах (например, у фоновых таежных видов деревьев). Представление об очень крупных размерах амфимиктических популяций растений основано на косвенных соображениях о дальнем переносе пыльцы и диаспор различными агентами, однако вероятность успешного опыления (эффективность, интенсивность панмиксии) с увеличением расстояния между растениями убывает очень быстро (в логарифмической зависимости от расстояния). Появившиеся в последнее время (см.: Erlich, Raven, 1969; Grant, 1971, 1980, 1985; Грант, 1985; Raven, 1972, 1976; Slatkin, 1981; Levin, 1981) экспериментальные данные говорят о том, что протяженность популяционных единиц (так называемых амфимиктических единиц или же соседств), связанных более или менее интенсивным генным обменом, у растений измеряется несколькими метрами или несколькими десятками метров;[2] эффективный обмен генетическими факторами между краевыми частями намного более протяженных популяций (населений), вероятно, едва ли возможен; вопрос о природе эффективных механизмов генетической интеграции крупных популяций и видов (рас) в целом остается открытым (см. ниже). Наконец, большинство авторов согласно с тем, что у апомиктических видов и видов с подавленным генеративным размножением популяции (в генетическом плане) вообще отсутствуют и заменены клонами. Отсюда видно, что популяции в строго генетическом смысле (менделевские популяции) — отнюдь не универсальная категория, которая к тому же из-за низкой (подчас нулевой) дискретности этих единиц и их слабой распознаваемости в природе имеет весьма ограниченное применение в области наук о природном растительном покрове. В то же время любая генетическая популяция — население (совокупность особей одного вида). Поэтому, понятие «популяция как носитель относительно обособленного генофонда» представляет один из распространенных случаев «популяции (населения)» и относится к ней, как видовая категория к родовой; содержание первой категории наиболее точно может быть передано словосочетанием «амфимиктическая (менделевская) популяция». Термин же «популяция» в самом общем значении (как родовая категория) фактически отвоевывается у генетики и синтетической теории эволюции представителями самых разных наук о природном живом покрове — биоте. Так, популяции растений (в широком демографическом понимании) стали предметом специальной дисциплины — демографии (популяционной биологии) растений. Аргументы за возврат к исходному (более широкому) значению термина «популяция (население)»: 1) универсальность (приложимость к любому населению в рамках данного вида); 2) операциональность, т. е. трактовка популяции как населения, ясно и точно очерчивает основные (в первую очередь демографические) параметры популяции, легкодоступные для изучения, — территория (границы, площадь, физико-географическая, биогеографическая характеристики), численность, плотность и ее распределение, возрастной состав особей; динамика демографических показателей — период обновления, рождаемость, смертность, популяционные волны и т. д. Возможности биологизации и экологизации подходов к изучению природных популяций неисчерпаемы (см. работы Т. А. Работнова (1950, 1984), J. Harper (1982), А. А. Уранова (1975) и его учеников (Возрастной состав. . ., 1974)), а круг приложения данных популяционной биологии и популяционной экологии растений все расширяется; исключительно важны эти данные и для понимания генетических процессов (формы естественного отбора, генетико-автоматические процессы) в природных амфимиктических популяциях. Наглядный пример: значение распознания r- и K-стратегий (Пианка, 1981) для понимания модусов эволюции в разных систематических группах; 3) демографическая трактовка популяций не только не снимает вопрос о степени и факторах генетической интеграции природных популяций, но, напротив, позволяет ставить его с максимальной непредвзятостью (не смешивая результаты исследования с исходными посылками).

---

[1] Доложено на Всесоюзном совещании по популяционной экологии растений в г. Пущино в январе 1986 г.

Географический (био-, ботанико-географический) подход к природным популяциям растений приводит к распознанию их иерархической структуры —

---

[2] К сходному заключению недавно пришел К. А. Малиновский (доклад на Всесоюзном совещании по популяционной экологии растений, г. Пущино, январь 1986 г.) на основе изучения дальности переноса пыльцы ветром и насекомыми в высокогорьях Украинских Карпат.

географической (регионального уровня) и экотопологической (внутриландшафтной). Иерархию популяций увенчивает вид как целое или его конкретная географическая раса; в основании иерархической лестницы — ценопопуляции (популяции вида в рамках конкретных фитоценозов, биогеоценозов, фаций, микроэкотопов). Региональные популяции вида, начиная с уровня конкретной флоры, ландшафта, геоботанического района, — предмет изучения флористики, науки о естественных флорах. Элементарные популяции (ценотические) изучаются фитоценологией — отраслью геоботаники — и популяционной биологией; другие популяции экотопологического (внутриландшафтного) уровня, более сложные, чем ценопопуляция (например, популяции вида в рамках мезоэкотопов или макроэкотопов), интересуют как флористов, так и геоботаников, хотя и с разных точек зрения (Юрцев, 1982). Ботаническая география рассматривает всю иерархию популяций и их многовидовых систем.

Место крупных амфимиктических популяций в этой иерархии невозможно определить однозначно: в случае дизъюнктивного распространения вида их ареалы могут совпадать с контурами отдельных фитохорий того или иного ранга, но могут быть включены в одну из них или пересекаться с ней (например, в случае незавершенности расселения). У видов со сплошным протяженным ареалом могут наблюдаться как популяционный континуум (когда границы амфимиктической популяции зависят от начальной точки отсчета), так и относительная дискретность амфимиктических популяций (в случае существования природных барьеров для панмиксии или в случае вторичного смыкания некогда разобщенных популяций).

Природным популяциям растений присущи некоторые фундаментальные качества, на первый взгляд противоположные (взаимно противоречивые), однако находящиеся в отношениях диалектического единства.

А. Текучесть («растекание живой материи», по В. И. Вернадскому) — способность широко расселяться, осваивая все пригодные для поселения экотопы в пределах потенциального экологического ареала (амплитуды толерантности) вида и сохраняя при этом определенную меру генетической интеграции; способность наземных растений при расселении преодолевать пестроту и экологическую контрастность абиотической среды. Однако осваивать разнообразные экотопы в пределах своего ареала популяции растений могут лишь благодаря своей фенотипической (модификационной) и генотипической пластичности, способности настраиваться на местные условия, встраиваться в жесткую матрицу контрастных экотопов, как бы подчиняться ей, что проявляется в эколого-географической дифференциации видов и их крупных популяций.

Б. Делимость природных популяций (до некоторого порогового уровня численности) — способность небольшой уцелевшей или попавшей на новую территорию их части продолжить существование и развитие материнской популяции, сочетающаяся со способностью их к воссоединению, слиянию с сестринскими популяциями при восстановлении контакта.

На фоне длительных циклических изменений среды (в первую очередь гидротермических условий: соотношения тепла и влаги) периоды активного расселения вида в оптимальные фазы, заселения разнообразных экотопов, повышения численности и связности природных популяций чередуются в пессимальные фазы с периодами дробления крупных популяций на разобщенные, малые; эта повторяющаяся смена фаз трансгрессии и регрессии популяций вида проявляется как самые крупные популяционные волны, стимулирующие эволюционные и микроэволюционные процессы (Юрцев, 1976).

На уровне фитоценоза, физико-географической фации, микроэкотопа, биогеоценоза слияние демографического и генетического аспектов популяции наиболее очевидно. Не случайно крупнейшие теоретики в области генетики и дарвинизма И. И. Шмальгаузен (1964), Н. В. Тимофеев-Ресовский и др. (1969, 1973) считали именно ценопопуляцию популяцией sensu stricto (амфимиктической популяцией), элементарной ячейкой эволюции вида. В самом деле, в условиях суши соседние экотопы могут быть весьма контрастны, следовательно, и обитающие на них ценопопуляции одного вида должны быть способны к дифференциальной генотипической адаптации к каждому данному экотопу —

в противном случае адаптивная эволюция была бы вообще невозможна, так как мутации, приспособительные к контрастным экологическим обстановкам разных экотопов, объединяясь в генофонде местной амфимиктической популяции, нейтрализовали бы друг друга. Можно предположить, что ценопопуляции контрастных экотопов должны отличаться по крайней мере частотами, а возможно, и набором аллелей генов, ответственных за те или иные элементы адаптации. Это предположение во многих случаях подтверждается прямыми наблюдениями за распределением адаптивно-ценных признаков конкретного вида на различных его экотопах (см. также Розанова, 1946; Синская, 1948); прямое экспериментальное подтверждение содержится в фундаментальных исследованиях Е. Е. Гогиной (1983) по генетике популяций различных видов рода *Thymus*.

Основной аргумент, выдвигаемый противниками взгляда на ценопопуляцию как на генетически обособленную единицу (Василевич, 1983; Ипатов, Кирикова, 1986), заключается в том, что ареал эффективной панмиксии намного шире контуров отдельных фитоценозов. Однако, как уже говорилось, накапливающиеся данные о протяженности амфимиктических популяций (или их подразделений с эффективным свободным генным обменом) заставляют критически отнестись к прежним априорным представлениям об их якобы очень крупных, даже гигантских размерах. Эффективность панмиксии быстро убывает с увеличением расстояния между особями растений: максимальна она в пределах одного сообщества. Правда, краевые особи одного вида в соседних фитоценозах могут расти столь же близко друг от друга, однако в соседних ценозах нередко несходны условия и набор агентов переноса пыльцы и диаспор (диффузии генетических факторов) — неодинакова проводимость среды для панмиксии; самое же главное это то, что соседние контрастные экотопы должны отличаться векторами естественного отбора (дизруптивный отбор), что для вида, общего для двух сообществ, усиливается несходным набором ценопартнеров в этих сообществах; поэтому гены или аллели, адаптивно-ценные в одном сообществе, могут быть нейтральными или даже вредными в соседнем, что резко снижает значение и эффективность панмиксии между особями из контрастных фитоценозов, а также значение обмена диаспорами: эти процессы взаимно обогащают генофонды соседних ценопопуляций, но замедляют темпы их дивергентной адаптивной эволюции. Впрочем, популяции многих видов имеют различные механизмы, частично выводящие размножение особей с адаптивно-ценными признаками из-под контроля панмиксии (факультативный апомиксис, самоопыление, вегетативное размножение и т. д.). Соответственно различают аллотопное видообразование (Старобогатов, 1985).

Особей одного вида в одном конкретном фитоценозе (как членов единой ценопопуляции) объединяет общность «интересов» в отношениях с особями других видов, а от результатов этих отношений непосредственно зависят конкурентное преуспевание данной ценопопуляции и микроэволюционные процессы в ней. В самом деле, особи, каждая из которых конкурентно преуспевает в своей ценоячейке, будут иметь в среднем более высокое представительство в следующем поколении особей данной ценопопуляции, и потому концентрация адаптивно ценных аллелей в ней должна постепенно повышаться. Если бы вся локальная и региональная популяция вида представляла жесткое, монолитное целое, микроэволюционная адаптация его к условиям конкретного экотопа была бы невозможна. Есть основания считать, что далеко не всегда микроэволюционные процессы имеют макроэволюционный эффект (Тахтаджян, 1983) и что едва ли не самой универсальной функцией микроэволюции, по-видимому, является тонкая регулировка генофонда вида применительно к условиям конкретных экотопов и к конкретным сочетаниям видов, т. е. на уровне фитоценозов и ценопопуляций. Многие тонкие закономерности и механизмы такой регулировки недавно были вскрыты и проанализированы Гогиной (1983) на примере отечественных видов рода *Thymus*.

Работами советских фитоценологов (Ипатов, 1966, 1970; Ипатов, Кирикова, 1986; Василевич, 1983) установлено, что каждый фитоценоз может быть описан как непрерывное множество периодически повторяющихся ценоячеек, парцелл и других слабодискретных систем непосредственно взаимодействующих особей (краевые особи могут быть членами двух-трех ценоячеек одновременно). От характера, набора и сцепления ценоячеек зависят наблюдаемое состояние сообщества и его «биогеоценотическая работа». Однако подобно тому как любая особь — лишь эпизод существования ценопопуляции и вида в целом, любая ценоячейка — эпизод существования сообщества, ее протяженность в пространстве и во времени невелика, определяется горизонтальными и вертикальными размерами центральной (доминирующей) особи, а также долговечностью последней. Поэтому поддержание в пределах конкретного экотопа однородного в пространстве и во времени сочетания ценоячеек — функция ценопопуляций соответствующих видов, образующих (как и особи в ценоячейке) конкурентную систему на базе распределения жизненного пространства и материально-энергетических ресурсов данного экотопа. Именно ценопопуляции подводят статистический итог взаимодействия всех составляющих их особей в генеральной совокупности ценоячеек, и именно они осуществляют статистическое «планирование» следующего поколения ценоячеек, формирующегося на матрице предшествующего. От них зависят и адаптация сообщества к меняющимся внешним условиям, и филоценогенез.[3]

Любая ценопопуляция связана (хотя и по-разному) обменом генетической информации как со своими ближайшими соседями — ценопопуляциями того же вида, населяющими соседние (более или менее контрастные) экотопы, так и с более удаленными ценопопуляциями той же ассоциации, обитающими в сходных экологических условиях. Несмотря на бо́льшую пространственную удаленность, связи между разобщенными ценопопуляциями одной ассоциации во многих отношениях могут быть более тесными из-за сходства экологических условий и сходства набора ценопартнеров, что определяет подобие векторов отбора, полезность и эффективность обмена адаптивно-ценными генами (через амфимиксис и перенос диаспор). Обмен может усиливаться также выборочным переносом пыльцы и спор определенными видами животных (например, от поляны к поляне через лесные массивы или от рощи к роще через открытые пространства, от водоема к водоему и т. д.). Наконец, затрудненность обмена генетическими факторами из-за пространственной обособленности ценопопуляций одной ассоциации может отчасти компенсироваться гомологичным мутированием и параллельным отбором адаптивно-ценных мутаций в сходных условиях. Поэтому, несмотря на известную разобщенность, однотипные ценопопуляции вида (в рамках одной фитохории невысокого ранга) образуют целостную систему.[4] То же, по-видимому, справедливо и для разных фитоценозов одной ассоциации, несмотря на их известное варьирование по составу и сложению.

Как уже говорилось, флористика имеет дело с географическими (региональными) популяциями видов. Основные подходы ее к изучению географических популяций и соответствующие показатели (географическая и эколого-географическая структура популяции, географическая активность и др.) рассматривались мной в специальном докладе на предыдущей конференции памяти А. А. Уранова и в ряде публикаций (Юрцев, 1982, 1983, 1987а), поэтому здесь остановимся лишь на отдельных дискуссионных вопросах.

До сих пор еще высказывается мнение, что предмет флористики — лишь качественный состав (набор, композиция) таксонов (в первую очередь видов) на данной территории. Привлечение популяционных характеристик видов к анализу флоры не оспаривается, иногда даже приветствуется, но представляется как заимствование флористами понятий и методов синэкологии (Чернов, 1984). При этом упускается, что современная научная концепция вида целиком проникнута популяционно-генетической идеологией и методологией. Уже давно в основе работы систематика, ревизующего видовой состав изучаемой им группы, лежит исследование эколого-географической изменчивости природных популяций, для чего необходим регулярный и массовый (популяционный) материал со всего ареала каждого таксона. Соответственно даже классическая, первая по очередности задача флористики — инвентаризация флоры — на современном уровне существенно трансформируется и уже не сводима к простой идентификации набора видов и подвидов — следует выявить также фенотипическое, а затем и генотипическое своеобразие местного населения каждого вида в границах изучаемой естественной флоры (флор), в том числе своеобразие его эколого-ценотических связей. Недопонимание этого приводит к тому, что важную и трудную научную и народнохозяйственную задачу сохранения богатства генофонда региональной флоры обычно подменяют более простой (при всей ее первоочередности) задачей сохранения видового разнообразия, хотя речь должна идти также о сохранении богатства генофонда каждого вида и его региональной популяции (Тахтаджян, 1978 : 27).

---

[3] Поэтому обе существующие концепции фитоценоза — как множества систем особей (в конечном счете, как структурно-динамического типа ценотической организации, инвариантного к видовому составу особей, но производного от их ценобиотических свойств) и как системы ценопопуляций (парциальной флоры экотопа) — взаимонезаменимы и дополняют одна другую; в их совмещении и взаимном обогащении — ключ к пониманию природы фитоценоза.

[4] Совокупности симпатричных ценопопуляций одного вида, населяющие экологически контрастные типы экотопов и, несмотря на свободное скрещивание, обнаруживающие ощутимые морфофизиологические различия, обычно именуются экологическими расами (Синская, 1948; Корчагин, 1964).

Говоря о региональных популяциях видов, населяющих разнообразный спектр экотопов, нельзя не коснуться факторов интеграции больших популяций. Выше уже указывалось, что радиус эффективной панмиксии, по данным еще немногочисленных специальных исследований, оказался очень невелик. Если это подтвердится на более широком круге объектов, придется признать, что панмиксия способна связать непосредственно лишь сравнительно небольшие части крупной амфимиктической популяции (в первую очередь ближайших соседей), но отнюдь не всю популяцию в целом. Вероятно, то же справедливо и в отношении обмена диаспорами. Передача генетической информации, за рядом исключений, происходит достаточно медленно (если рассматривать не только быстрые процессы опыления, формирования и переноса диаспор, но и достижение дочерними особями половозрелого состояния, завоевание ими «места под солнцем», размножение новообразовавшихся или привнесенных генетических факторов до ощутимых концентраций в генофонде популяции) и на сравнительно небольшие расстояния. Впрочем, существенные поправки могут внести большие популяционные волны, о которых говорилось выше; они, в частности, сопровождаются значительным обновлением генотипического состава большой (региональной) популяции за счет активного расселения уцелевших в пессимальные фазы и испытавших неизбежную трансформацию генофонда реликтовых («осколочных») малых популяций. Постулируется возможность сравнительно быстрых (иногда ароморфных) макроэволюционных преобразований в малых (в том числе краевых) популяциях, за которыми может последовать широкое расселение нового таксона в изменившейся физико-географической обстановке (Тахтаджян, 1983).

Так или иначе, но одного обмена генетической информацией через панмиксию и разнос диаспор недостаточно для объяснения интегрированности больших географических популяций: этот фактор генетической интеграции эффективен лишь в сочетании с другими, такими как единство происхождения (общность «генетического материала»); определенный запас стабильности, или инертности, генофонда («консерватизм наследственности»); значительная амплитуда модификационной пластичности (при общности норм экологических реакций); наконец, гомологичное мутирование и параллельные (микро)эволюционные преобразования при сходном изменении условий среды (элементы парафилии). При этом ценопопуляции опорных экотопов вида (в особенности те, что приурочены к регулярно повторяющимся элементам ландшафта и характеризуются повышенной численностью и жизненностью особей) образуют основу («костяк», «скелет») пространственной структуры географической популяции. Чем шире освоенный видом спектр экотопов, тем выше общее богатство генофонда и тем замедленнее должна быть эволюция вида (тот же эффект может достигаться полиплоидией). В нормальном случае хранителями стабильности вида являются популяции из центральной части его ареала, как правило, характеризующиеся более высокими численностью и слитностью, более широким спектром экотопов.

Любое подразделение растительного покрова Земли (вплоть до уровня фитоценозов) представляет совокупность и систему видов, точнее, их местных популяций соответствующего ранга, и в этом смысле оно является флорой. Объект сравнительной флористики — региональные флоры — ýже общего понятия «флора», применимого и к многовидовым совокупностям и системам популяций экотопологического (внутриландшафтного) уровня — парциальным флорам (Юрцев, 1982). Фитоценоз как элементарную парциальную флору (систему ценопопуляций) изучают геоботаники-фитоценологи. Уровень региональных флор начинается с конкретных (элементарных) флор по А. И. Толмачеву, сопоставимых с флорой ландшафта или геоботанического района. Для геоботаника-фитоценолога растительный покров любого геоботанического района — сложная, но закономерная макро-(или мега-)комбинация фитоценозов. Для флориста-ботаникогеографа растительный покров того же ландшафта — конкретная (элементарная) флора, т. е. единая система местных (принадлежащих данному ландшафту) популяций всех видов растений; такой подход к растительному покрову сложно дифференцированных территорий позволяет выявить в нем, на фоне сложной мозаики местоположений (энтопий), экотопов и их фитоценозов, черты биологического единства (организованности). Так, если сравнить (как это часто делается) растительный покров некоторой элементарной фитохории (например, геоботанического района) с тканью, то нитями, из которых она соткана, будут служить местные ландшафтные популяции различных видов растений, при этом численность популяций можно отразить толщиной нити. Ясно, что основу всей ткани составят нити, символизирующие популяции активных видов; в эту основу будут локально вплетаться нити популяций гемистенотопных и стенотопных видов, именно они придадут ткани ее характерный и неповторимый узор (равно как и изменение толщины «опорных» нитей на разных участках ткани). Мозаичность (матричность) и связность (цельность, организованность и как следствие непрерывность, или континуальность) растительного покрова сложно дифференцированных территорий — два его неотъемлемых, взаимно дополняющих качества, соответствующие рассмотренным выше двум общим качествам популяций (их текучести и экологической дифференцированности).

Для того чтобы понять, как функционирует система местных популяций видов растений (как осуществляется распределение между ними жизненного пространства и материально-энергетических ресурсов территории и как поддерживается подвижное равновесие между ними на фоне периодических изменений климата), важно не только выявить основные взаимозамещающие флороценотические комплексы видов с оптимумом на разных классах экотопов, изучить парциальные флоры этих экотопов в целом, но и выяснить специфический рисунок (узор) размещения экотопов, опорных для разных групп видов, т. е. служащих для них каналами расселения и панмиксии, а также экологическими рефугиумами в пессимальные климатические фазы. Так, для ландшафтов с хорошо разработанным рельефом характерно взаимозамещение комплексов видов, связанных с водоразделами и долинами. Для каждого экологически и флористически своеобразного класса парциальных флор важно выяснить также степень связности (непрерывности или, напротив, разобщенности) в данном ландшафте, типы внутриландшафтного размещения фоновых и редких видов и т. д. Специального анализа заслуживает комплекс видов с повышенной активностью, т. е. повсеместных и эвритопных или гемиэвритопных, образующих основу ткани растительного покрова. Закономерности размещения на территории элементарной флоры основных взаимодействующих и взаимозамещающих комплексов видов и их опорных экотопов характеризуют инфраструктуру («подструктуру») флоры как один из элементов организации (связности) растительного покрова (Юрцев, 1987б). Выявление инфраструктуры флоры имеет исключительное значение для прогноза будущих изменений растительного покрова территории и для выяснения его истории.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Возрастной* состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом / Под ред. А. А. Уранова. М.: Изд-во МГПИ, 1974. 260 с. — *Гогина Е. Е.* Изменчивость и формообразование в роде *Thymus* L.: Автореф. дис. . . .д-ра биол. наук. М., 1983. 48 с. — *Грант В.* Проблемы генетического потока в географическом масштабе. — Журн. общ. биологии, 1985, т. 46, № 1, с. 20—

31. — *Ипатов В. С.* О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений. — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1966, вып. 3, с. 56—62. — *Ипатов В. С.* Некоторые вопросы теории организации растительного покрова. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 2, с. 184—195. — *Ипатов В. С.*, *Кирикова Л. А.* Ценоэлементы в растительном покрове. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 5, с. 580—587. — *Корчагин А. А.* Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964, т. 3, с. 63—131. — *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, вып. 6, 1950, с. 7—204. — *Работнов Т. А.* Луговедение. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1984. 319 с. — *Розанова М. А.* Экспериментальные основы систематики растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 255 с. — *Синская Е. Н.* Динамика вида. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 526 с. — *Скворцов А. К.* Микроэволюция и пути видообразования. М.: Знание, 1982. 58 с. — *Старобогатов Я. И.* Проблемы видообразования. М.: Изд-во ВИНИТИ, 1985. 94 с. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Тахтаджян А. Л.* Макроэволюционные процессы в истории растительного мира. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 12, с. 1593—1603. — *Тимофеев-Ресовский Н. В.*, *Воронцов Н. Н.*, *Яблоков А. В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с. — *Тимофеев-Ресовский Н. В.*, *Яблоков А. В.*, *Глотов Н. В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с. — *Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1975, № 2, с. 7—33. — *Чернов Ю. И.* Флора и фауна, растительность и животное население. — Журн. общ. биологии, 1984, т. 14, № 6, с. 732—748. — *Шмальгаузен И. И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1964. 224 с. — *Юрцев Б. А.* Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 202—212. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, вып. 4, с. 3—22. — *Юрцев Б. А.* Географические популяции видов как объект флористики. — В кн.: Тез. докл. VII Делегатского съезда ВБО. Л.: Наука, 1983, с. 58. — *Юрцев Б. А.* Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению — В кн.: Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987а, с. 13—28. — *Юрцев Б. А.* Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики. — В кн.: Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987б, с. 47—66. — *Erlich P. R.*, *Raven P. H.* Differentiation of population. — Science, 1969, vol. 165, p. 1228—1232. — *Grant V.* Plant speciation. New York: Columbia Univ. Press, 1971. X+435 p. [Перевод: Грант В. Видообразование у растений/Пер. Н. О. Фоминой под ред. и с предисл. А. Л. Тахтаджяна. М.: Мир, 1984. 528 с.] — *Grant V.* Gene flow and the homogeneity of species populations. — Biol. Zentralblatt, 1980, vol. 99, p. 157—169. — *Grant V.* The evolutionary process. New York: Columbia Univ. Press, 1985. XI+498 p. — *Harper J. L.* Population biology of plants. 5th ed. London: Academic Press, 1982. XXII+892 p. — *Levin D. D.* Dispersal versus gene flow in plants. — An. Missouri Bot. Gard., 1981, v. 68, p. 233—253. — *Mayr E.* Animal species and evolution. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press, 1963. XVI+797 p. [Перевод: Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.]. — *Mayr E.* Population, species and evolution. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press, 1970. XVIII+453 p. [Перевод: Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.]. — *Raven P. H.* Рец. на кн.: Verne Grant. Plant speciation. New York, 1971. — The Bryologist, 1972, vol. 75, N 4, p. 610—611. — *Raven P. H.* Systematics and plant population biology. — Syst. Bot., 1976, vol. 1, p. 284—316. — *Slatkin M.* Estimating levels of gene flow in natural populations. — Genetics, 1981, vol. 99, p. 323—335.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 XII 1985.

SUMMARY

One of the central concepts in the assemblage of sciences dealing with plant cover is that of population in its demographic meaning. Populations of terrestrial plants combine some contradictory qualities such as their ability to disperse over mozaic environments, keeping a certain measure of genetic integrity, versus their ability to differentiation, fitting the rigid matrix of habitats. Microevolution in natural populations does not always reach macroevolutionary results, one of the most universal functions of it being a subtle regulation of gene pool of a population adaptive to a concrete environment. Factors of genetical differentiation of coenopopulations of a species in neighbouring contrasting habitats, despite the panmixia and the exchange by diaspores, are considered, along with the factors of integration of a geographic population, supplementing the panmixia. The above two qualities of the populations are responsible for the following qualities of terrestrial plant cover: its integrity (as a system of regional populations) and its mozaic (matrix) pattern. A concept of infrastructure of a flora is introduced, suggesting the analysis of mutual disposition in the given area of basic floristic complexes according to the pattern of their habitats.

УДК 581.9 (23.07)+(235.31)

В. Н. Ухачева, Ю. П. Кожевников

ВЫСОТНОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ РАСТЕНИЙ В РАЙОНЕ ОЗЕРА АЯН (ПЛАТО ПУТОРАНА)

V. N. UKHACHEVA, YU. P. KOZHEVNIKOV. ALTITUDINAL ALLOCATION OF PLANTS IN THE LAKE AJAN REGION (PUTORANA PLATEAU)

Рассматриваются закономерности высотного размещения растений в центральной, наиболее высокой части плато, приводятся сравнительные данные для его юго-западной части, обсуждаются некоторые общие черты в высотном размещении растений в регионе.

Наша первая работа по высотному размещению растений на плато Путорана появилась в связи с разработкой нового подхода к выявлению и оценке флористических поясов и границ в горных странах (Ухачева, Кожевников, 1984). Был использован материал В. Б. Куваева (1980) по юго-западной части плато, привлекший наше внимание полнотой фактического материала. В 1983 г. Ю. П. Кожевниковым была изучена флора окрестностей северной оконечности оз. Аян в центральной, наиболее высокой части плато.[1] Флористическое обследование этой территории проводили по высотным профилям с инструментальным определением высоты над уровнем моря (использовали самолетный альтиметр). В данной работе будут обсуждаться особенности высотного размещения растений на обследованной территории, результаты сравнения с аналогичными

ТАБЛИЦА 1

Коэффициенты сходства Жаккара (в %) систематического состава высотных ступеней в районе оз. Аян

Высотные ступени, м	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	400—500	501—600	601—700	701—800	801—900	901—1000	1001—1100	1101—1200	1201—1300
По видам									
1.400—500	—	66	60	58	43	—	—	—	—
5.801—900	—	—	—	—	—	62	47	—	—
7.1001—1100	—	—	—	—	—	—	—	63	53
По родам									
1.400—500	—	83	82	75	62	46	—	—	—
6.901—1000	—	—	—	—	—	—	63	60	58
По семействам									
1.400—500	—	91	87	76	66	52	0	—	—
8.1101—1200	—	—	—	—	—	—	—	—	84
Пояса	I				II		III		

---

[1] Поездка была осуществлена на средства Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Авторы выражают ее руководству искреннюю признательность.

материалами по юго-западной части плато, некоторые общие закономерности в высотном размещении растений в пределах данного региона.

Район оз. Аян расположен на контакте северной редкостойной тайги и лесотундры, с одной стороны, и близ западной окраины Восточной Сибири, с другой. Исследованиями 1983 г. была охвачена северная оконечность озера протяженностью около 7 км и верховья р. Аян до устья р. Большой Хонна-Макит (в 13 км от озера). Площадь ее составила около 140 км².

Обследованный район относится к недостаточно изученной во флористическом отношении части плато. Он располагается в центральном районе Средне-Путоранского флористического округа, в пределах которого относительно детально изучена лишь одна конкретная флора в районе оз. Богатырь, содержащая 159 видов (Петроченко, 1976а). Во флоре обследованного района зарегистрировано 248 видов, относящихся к 112 родам и 48 семействам. Ниже приводится систематический список с указанием для каждого вида его высотного размещения. Последнее дано в виде цифр, соответствующих определенным высотным ступеням в метрах (табл. 1). В такой форме список легко может быть преобразован в исходную таблицу, по которой рассчитываются границы высотных флористических поясов с использованием предложенного нами способа.

Сем. *Woodsiaceae*

Woodsia glabella R. Br. 3, 4, 7

Сем. *Athyriaceae*

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. (*C. dickieana* R. Sim) 1—4, 7

Сем. *Aspidiaceae*

Dryopteris fragrans (L.) Schott 1—5
Gymnocarpium continentale (V. Petrov) Pojark. 1—3

Сем. *Cryptogrammaceae*

Cryptogramma stelleri (S. G. Gmel.) Prantl 2

Сем. *Equisetaceae*

Equisetum arvense L. (*E. boreale* Bong.) 1—6
E. pratense L. 1
E. scirpoides Michx. 1—3
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr 1—4

Сем. *Lycopodiaceae*

Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (*H. arctica* (Tolm.) Sipl.) 3, 7

Сем. *Pinaceae*

Larix gmelinii (Rupr.) Rupr. 1—6

Сем. *Cupressaceae*

Juniperus sibirica Burgsd. 1—3

Сем. *Sparganiaceae*

Sparganium hyperboreum Laest. 1, 2

Сем. *Poaceae*

Agrostis vinealis Schreb. 1
Alopecurus alpinus Smith 1, 5
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal 1—3, 5, 7
A. latifolia (R. Br.) Griseb. 1—5, 7
Arctophila fulva (Trin.) Anderss. 2
Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub 1, 2
Calamagrostis holmii Lange 1
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. 1
C. purpurea (Trin.) Trin. (*C. langsdorffii* (Link) Trin.) 1—4
C. purpurascens R. Br. 1—4
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv. 1—9
Elymus kronokensis (Kom.) Tzvel. 1—3
Festuca altaica Trin. 1—3
F. auriculata Drob. 1, 5
F. brachyphylla Schult. et Schult. fil. 1—6
F. rubra L. 1
F. vivipara (L.) Smith 4—6
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. 1—6
Poa arctica R. Br. (*P. alpigena* (Blytt) Lindm.) 1, 2, 4, 7—9
P. glauca Vahl 1—4
P. nemoralis L. 1, 2
P. pratensis L. 1—5, 7
P. sublanata Reverd. 1
P. versicolor Bess. (*P. stepposa* (Kryl.) Roshev.) 1, 2
Trisetum spicatum (L.) K. Richt. 1—4

Сем. *Cyperaceae*

Carex aquatilis Wahlenb. 1—9
C. atrofusca Schkuhr 1, 3
C. bigelowii Torr. ex Schwein. (*C. arctisibirica* (Jurtz.) Czer.) 1—9
C. brunnescens (Pers.) Poir. 1, 2
C. buxbaumii Wahlenb. 2, 3
C. capillaris L. (*C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor.) 1—5
C. capitata L. 1, 4
C. chordorrhiza Ehrh. 1, 4
C. fuliginosa Schkuhr (*C. misandra* R. Br.) 1—8
C. glacialis Mackenz. 2—6
C. holostoma Drej. 2, 5
C. lapponica O. Lang 2
C. macrogyna Turcz. ex Steud. 4—7
C. maritima Gunn. 1, 3
C. melanocarpa Cham. ex Trautv. 1—6
C. norvegica Retz. 1, 4
C. parallela (Laest.) Sommerf. (*C. redowskiana* C. A. Mey.) 1, 2, 5
C. pediformis C. A. Mey. 2
C. rotundata Wahlenb. 1, 2
C. rupestris All. 2—9
C. sabynensis Less. ex Kunth 1—4
C. saxatilis L. (*C. laxa* Wahlenb.) 1—5
C. supina Wahlenb. (*C. spaniocarpa* Steud.) 1
C. vaginata Tausch 1—5
Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. 1, 2
E. callitrix Cham. ex C. A. Mey. 5, 6
E. medium Anderss. 2

E. polystachion L. 1—6, 9
E. russeolum Fries 2
E. scheuchzeri Hoppe 1, 5
E. vaginatum L. 1—9
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. 1—5

Сем. *Juncaceae*

Juncus arcticus Willd. 1
J. biglumis L. 1—9
J. castaneus Smith 1—7
J. longirostris Kuvajev 4, 5
J. triglumis L. (*J. albescens* (Lange) Fern.) 1, 4
Luzula confusa Lindeb. 1—9
L. multiflora (Retz.) Lej. 1, 2
L. nivalis (Laest.) Spreng. 1—8

Сем. *Liliaceae*

Lloydia serotina (L.) Reichenb. 1—9
Tofieldia coccinea Richards. 1—6
T. pusilla (Michx.) Pers. 1
Veratrum album L. (*V. lobelianum* Bernh.) 1

Сем. *Orchidaceae*

Corallorhiza trifida Chatel. 1—3

Сем. *Salicaceae*

Salix alaxensis Cov. 1
S. arctica Pall. 3—7
S. boganidensis Trautv. 1—5
S. glauca L. 1, 2
S. hastata L. 1—6
S. lanata L. 1, 3—5
S. myrtilloides L. 1, 2
S. phylicifolia L. 1
S. polaris Wahlenb. 1—9
S. pulchra Cham. 1—7, 9
S. reptans Rupr. 1, 4, 5
S. saposhnikovii A. Skvorts. 4

Сем. *Betulaceae*

Alnus fruticosa Rupr. 1—5
Betula nana L. 1—5

Сем. *Polygonaceae*

Oxyria digyna (L.) Hill 1—6
Polygonum bistorta L. (*P. ellipticum* Willd. ex Spreng.) 3—8
P. viviparum L. 1—9
Rumex acetosa L. (*R. pseudoxyria* (Tolm.) A. Khokhr.; *R. lapponicus* (Hiit.) Czernov) 1—7
R. arcticus Trautv. 1—9
R. graminifolius Lamb. 5

Сем. *Portulacaceae*

Claytonia joanneana Schult. 1—9

Сем. *Caryophyllaceae*

Cerastium mutabile Gren. (*C. bialynickii* Tolm.; *C. caespitosum* Gilib.; *C. jenisejense* Hult.) 1—7
Dianthus repens Willd. 1—4
Lychnis sibirica L. 1
Melandrium affine (J. Vahl ex Fries) J. Vahl 1—3
M. apetalum (L.) Fenzl 1—9
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn. 2—9
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. 1—9
M. stricta (Sw.) Hiern 3, 5
M. verna (L.) Hiern 1—9
Sagina intermedia Fenzl 1, 4
Silene paucifolia Ledeb. 1—4, 6
Stellaria ciliatosepala Trautv. 1—5
S. edwardsii R. Br. 5—9
S. fischeriana Ser. 1—4
S. peduncularis Bunge 1—4

Сем. *Ranunculaceae*

Caltha arctica R. Br. 1—9
Ranunculus affinis R. Br. 1—4
R. gmelinii DC. 1
R. hyperboreus Rottb. 1
R. lapponicus L. 1—4
R. propinquus C. A. Mey. (*R. borealis* Trautv.) 1
R. reptans L. 1
R. sulphureus C. J. Phipps 1, 4—9
Thalictrum alpinum L. 1, 4—6
Trollius asiaticus L. 4

Сем. *Papaveraceae*

Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. 1—8
P. leucotrichum Tolm. 5
P. minutiflorum Tolm. 1, 3
P. variegatum Tolm. 5

Сем. *Brassicaceae*

Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch. 1
Arabis petraea (L.) Lam. (*A. umbrosa* Turcz.; *A. septentrionalis* N. Busch) 1—7
Cardamine bellidifolia L. 1—9
C. microphylla Adam 5
C. pratensis L. 1, 2
Draba alpina L. 5
D. cinerea Adam 1, 3
D. fladnizensis Wulf. 1, 3, 4
D. glacialis Adam 1—9
D. hirta L. 1—4
D. lactea Adam 1, 6, 9
D. oblongata R. Br. ex DC. 9
D. ochroleuca Bunge 5, 7, 9
D. pilosa DC. 1, 4, 5, 8, 9
D. sambukii Tolm. 5
Erysimum flavum (Georgi) Bobr. 1—3
E. pallasii (Pursh) Fern. 1
Eutrema edwardsii R. Br. 1—7
Parrya nudicaulis (L.) Regel 1—9

Сем. *Crassulaceae*

Rhodiola rosea L. 1—6

Сем. *Saxifragaceae*

Chrysosplenium alternifolium L. 1—3
Saxifraga bronchialis L. (*S. anadyrensis* Losinsk.; *S. spinulosa* Adam) 1—9
S. cernua L. 1—9
S. cespitosa L. 1, 2, 4, 5, 8
S. flagellaris Willd. ex Sternb. (*S. setigera* Pursh) 5—7
S. foliolosa R. Br. 1—7
S. hieracifolia Waldst. et Kit. 1, 4, 5
S. hirculus L. 1, 4, 5, 8
S. hyperborea R. Br. 4, 5
S. nelsoniana D. Don 1—9
S. nivalis L. 1—6, 9
S. serpyllifolia Pursh (*S. glutinosa* Sipl.) 2—9

Сем. *Parnassiaceae*

Parnassia palustris L. 1—4

Сем. *Grossulariaceae*

Ribes triste Pall. 1—3

Сем. *Rosaceae*

Comarum palustre L. 1, 2
Dryas grandis Juz. 1—4
D. octopetala L. (*D. punctata* Juz.) 1—9
Novosieversia glacialis (Adam) F. Bolle 1—9
Potentilla asperrima Turcz. 2—4
P. hyparctica Malte 1, 2, 7, 8
P. inquinans Turcz. 1—4
P. nivea L. (*P. arenosa* (Turcz.) Juz.; *P. hookeriana* Lehm.) 1—6, 8
P. stipularis L. 1—6, 9
P. uniflora Ledeb. (*P. vahliana* Lehm.) 3—9
Rosa acicularis Lindl. 1—4
Rubus arcticus L. 2, 3
R. chamaemorus L. 2
R. sachalinensis Lévl. 2, 3

Сем. *Fabaceae*

Astragalus alpinus L. 1—3, 5
A. frigidus (L.) A. Gray 1
A. inopinatus Boriss. 1
A. umbellatus Bunge 7, 8
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. (*H. arcticum* B. Fedtsch.) 1—6
Oxytropis adamsiana (Trautv.) Jurtz. 1, 2
O. nigrescens (Pall.) Fisch. 1—5
O. putoranica M. Ivanova 1, 2

Сем. *Empetraceae*

Empetrum nigrum L. 1—4

Сем. *Violaceae*

Viola biflora L. 1—5
V. epipsila Ledeb. 3

Сем. *Onagraceae*

Chamerion angustifolium (L.) Holub 1—3
C. latifolium (L.) Holub 1—5
Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem. 1—7

Сем. *Hippuridaceae*

Hippuris vulgaris L. 1, 2

Сем. *Apiaceae*

Angelica decurrens (Ledeb.) B. Fedtsch. 1—4
Pachypleurum alpinum Ledeb. 1—7

Сем. *Pyrolaceae*

Orthilia secunda (L.) House (*O. obtusata* (Turcz.) Jurtz.) 1—4
Pyrola rotundifolia L. (*P. grandiflora* Radius; *P. incarnata* (DC.) Freyn) 1—4

Сем. *Ericaceae*

Andromeda polifolia L. 1—5
Arctous alpina (L.) Niedenzu 1—4
Cassiope tetragona (L.) D. Don 1—9
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench 2
Ledum palustre L. 1—5, 7
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr. 1, 2
Vaccinium uliginosum L. 1—6
V. vitis-idaea L. 1—6

Сем. *Primulaceae*

Androsace septentrionalis L. 1—4
A. triflora Adam 5

Сем. *Plumbaginaceae*

Armeria maritima (Mill.) Willd. (*A. scabra* Pall. ex Schult.) 1

Сем. *Gentianaceae*

Gentiana tenella Rottb. 1

Сем. *Polemoniaceae*

Polemonium boreale Adam 1—9

Сем. *Boraginaceae*

Eritrichium sericeum (Lehm.) A. DC. 8, 9
E. villosum (Ledeb.) Bunge 2
Myosotis suaveolens Waldst. et Kit. (*M. asiatica* (Vester.) Schischk. et Serg.) 1—9

Сем. *Lamiaceae*

Thymus reverdattoanus Serg. 1—5

Сем. *Scrophulariaceae*

Lagotis minor (Willd.) Standl. (*L. glauca* Gaertn.) 1—9
Pedicularis amoena Adam ex Stev. 3, 4
P. dasyantha Hadač 1, 3—8
P. hirsuta L. 1, 3—5
P. lapponica L. 1—4
P. sudetica Willd. 1—9

Сем. *Orobanchaceae*

Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. 1—3

Сем. *Lentibulariaceae*

Pinguicula villosa L. 2, 4
Urticularia minor L. 2

Сем. *Caprifoliaceae*

Linnaea borealis L. 1—3

Сем. *Valerianaceae*

Valeriana capitata Pall. ex Link 1—5, 7

Сем. *Campanulaceae*

Campanula rotundifolia L. (*C. langsdorffiana* Fisch. ex Trautv. et Mey.) 1—4

Сем. *Asteraceae*

Arnica iljinii (Maguire) Iljin 1—5
Artemisia dracunculus L. 1, 2
A. laciniatiformis Kom. 1
Aster alpinus L. 1—5
Crepis nana Richards. 1—4
Erigeron eriocalyx (Ledeb.) Vierh. 1, 2
E. eriocephalus J. Vahl 1—4
E. politus Fries 1
Nardosmia frigida (L.) Hook. 1, 5, 6
N. glacialis Ledeb. 1, 4—9
N. gmelinii Turcz. ex DC. 1, 3—6, 9
Saussurea parviflora (Poir.) DC. 4
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb. 1—9
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. 1, 5—8
S. resedifolius Less. 1, 3, 4, 9
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst. 3, 6
T. ceratophorum (Ledeb.) DC. 1, 2
T. glabrum DC. 2—4
T. maculatum Jord. 1—3

Для выявления флористических поясов в исследованном районе использован предложенный нами метод (Ухачева, Кожевников, 1984). При сравнении высотных ступеней на видовом уровне поясные границы определились на высотах 800 и 1000 м (табл. 1). Это позволяет говорить о наличии в данном районе трех самостоятельных флористических поясов: I — на высоте 400—800 м, II — 800—1000 м, III — более 1000 м.

ТАБЛИЦА 2

Коэффициенты сходства Жаккара (в %) систематического состава отдельных поясов в районе оз. Аян (А) и на юге плато Путорана (Б)

Пояса	А	Б
По видам		
I и II	46	53
I и III	30	29
II и III	52	53
По родам		
I и II	58	66
I и III	40	42
II и III	59	63
По семействам		
I и II	60	80
I и III	52	52
II и III	80	66

Примечание. Здесь, а также в табл. 3, 4 и на рис. 1: I — лесотундровый или лесной пояс, II — подгольцовый пояс, III — гольцовый.

Сравнение выделенных поясов по их систематической структуре выявило существенные различия нижнего (I) и верхнего (III) поясов и близкий уровень их сходства со средним (II) поясом (табл. 2). Флора нижнего и верхнего поясов различается на всех систематических уровнях: значения коэффициентов Жаккара лежат в зоне различия при сравнении и на видовом, и на родовом уровнях; при сравнении на семейственном уровне имеет место минимальное сходство. Этот достаточно высокий уровень различий иллюстрируют и головные части семейственных и родовых спектров данных поясов (табл. 3). Спектры 10 семейств с наибольшим числом видов близки, но места (ранги) отдельных семейств по поясам различны. В нижнем поясе первые 5 мест занимают семейства *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* и *Rosaceae*. Именно набор из этих 5 семейств (в разных сочетаниях по рангам) характерен для районов Арктической флористической области (Толмачев, 1974). В верхнем поясе рассматриваемого района он представлен семействами *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Cyperaceae*, *Caryophyllaceae*, *Rosaceae*. Столь высокая роль представителей семейства *Brassicaceae* отмечалась во флорах альпийского пояса гор Средней Азии (Павлов, 1980; Ухачева, 1983). Различия аналогичного порядка имеют место и при сравнении родов, представленных наибольшим числом видов (табл. 3). В нижнем поясе самая большая видовая насыщенность у родов *Carex*, *Salix*, *Saxifraga*, *Ranunculus*, в верхнем — у *Saxifraga*, *Carex*, *Draba*, *Potentilla*.

Высотные пояса обследованного района существенно различаются по флористической насыщенности (табл. 3). В нижнем поясе сосредоточено 94 % всех видов, 100 % родов и 100 % семейств, в среднем — 50 % видов, 58 % родов и 60 % семейств, в верхнем — 31 % видов, 40 % родов и 52 % семейств. Данные различия также проявляются в таких показателях, как пропорции флоры (табл. 3). На долю 10 семейств, наиболее насыщенных видами, суммарно приходится в нижнем поясе 68 % всех видов, в среднем — 70, в верхнем — 74. Уровень флористического богатства нижнего пояса (234 вида, 112 родов, 48 семейств) характерен для конкретных флор южной части Арктической флористической области (Шмидт, 1980). Верхний пояс рассматриваемой территории по данному показателю (78 видов, 45 родов, 25 семейств) аналогичен более северным и островным флорам этой области.

Высотные флористические пояса изученного района различаются по соотношению географических элементов флоры (табл. 3). Наиболее заметно в них изменяется численность бореального и арктоальпийского элементов. Во флоре нижнего пояса эти элементы занимают равные позиции. В среднем и особенно в верхнем поясах наблюдается явное преобладание арктоальпийских видов. По соотношению долготных географических элементов пояса не имеют существенных различий.

Особенности систематического состава и соотношение элементов флоры выделенных поясов позволяют их квалифицировать как лесотундровый (нижний),

ТАБЛИЦА 3

Флористические особенности высотных поясов в районе оз. Аян (А) и на юге плато Путорана (Б)

Показатель	А				Б			
	Р	пояс			Р	пояс		
		I	II	III		I	II	III
Число семейств	48	48	29	25	54	53	44	29
Число родов	112	112	65	45	143	136	101	65
Число видов	248	234	124	78	333	282	202	132
В/С	5.2	4.9	4.3	3.1	6.2	5.3	4.6	4.6
Р/С	2.3	2.3	2.2	1.8	2.6	2.6	2.3	2.2
В/Р	2.2	2.1	1.9	1.7	2.3	2.1	2.0	2.0
Ранги 10 ведущих семейств (по числу видов)								
Cyperaceae	1	1	1	3	1	2	1	1
Poaceae	2	2	4—5	6—7	2	1	2—3	2
Asteraceae	3	3	6	6—7	3	3	2—3	4—5
Brassicaceae	4	4—6	2—3	1—2	7	10—11	9—11	6—7
Caryophyllaceae	5	4—6	4—5	4—5	8	7	4—6	3
Rosaceae	6	4—6	8—10	4—5	4—5	6	4—6	9—11
Saxifragaceae	7—8	8	2—3	1—2	10—12	10—11	9—11	6—7
Salicaceae	7—8	7	7	10—11	4—5	4	4—6	4—5
Ranunculaceae	9	9	—	—	6	5	7	—
Ericaceae	10—12	10—11	8—10	—	10—12	8	—	9—11
Juncaceae	10—12	10—11	8—10	8—9	10—12	—	8	9—11
Fabaceae	10—12	—	—	—	—	—	—	—
Polygonaceae	—	—	—	8—9	—	—	—	—
Scrophulariaceae	—	—	—	10—11	9	9	9—11	8
Ранги 10 ведущих родов (по числу видов)								
Carex	1	1	1	2—3	1	1	1	1
Salix	2	2	3	5—6	2	2	2	2
Saxifraga	3	3	2	1	4—5	3—5	3	3
Draba	4	5—8	4	2—3	4—5	—	5—10	5—7
Eriophorum	5—6	5—8	5—6	7—12	6—9	8—12	5—10	5—7
Ranunculus	5—6	4	—	—	6—9	3—5	—	—
Poa	7—8	5—8	—	7—12	6—9	8—12	—	8—9
Potentilla	7—8	5—8	7—11	4	10—11	8—12	—	10—12
Juncus	9—11	9—11	7—11	7—12	—	—	5—10	—
Festuca	9—11	9—11	7—11	—	—	—	5—10	10—12
Pedicularis	9—11	9—11	7—11	7—12	3	6—7	4	4
Equisetum	—	—	—	—	6—9	3—5	5—10	10—12
Calamagrostis	—	—	—	—	10—11	6—7	—	—
Elymus	—	—	—	—	—	8—12	—	—
Rubus	—	—	—	—	—	8—12	—	—
Minuartia	—	—	5—6	5—6	—	—	5—10	5—7
Luzula	—	—	—	7—12	—	—	—	8—9
Papaver	—	—	7—11	—	—	—	—	—
Широтные географические элементы флоры (по числу видов, в %)								
Арктический	3	3	6	3	2	1	2	4
Гипарктический	17	17	15	15	10	10	13	12
Бореальный	34	35	19	13	49	56	34	20
Арктоальпийский	37	36	53	63	27	20	35	54
Гипарктомонтанный	8	8	6	6	10	11	12	8
Монтанный	1	1	1	0	2	2	4	2
Долготные географические элементы флоры (по числу видов, в %)								
Циркумполярный (Ц)	54	54	53	60	48	49	49	49
Евразиатский (ЕА)	14	15	13	10	24	25	20	14
Азиатский (А)	21	20	19	13	20	19	23	25
Азиатско-американский (АА)	11	11	15	17	8	7	8	12

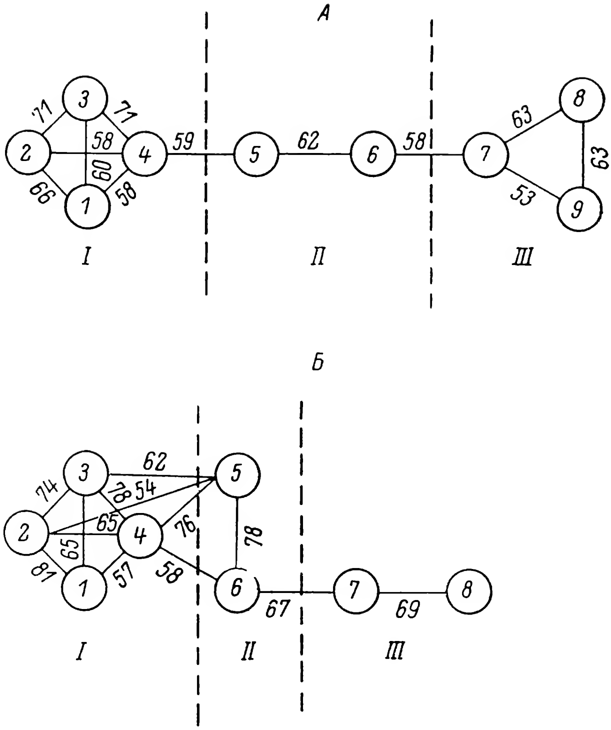
Примечание. В/С, Р/С, В/Р — пропорции флоры, Р — весь район исследования.

подгольцовый (средний) и гольцовый (верхний). Это подтверждают и результаты ботанико-географических наблюдений, полученные непосредственно при полевых исследованиях в рассматриваемом районе. Лесной тип растительности выражен только в нижней части высотного профиля на конусах выноса и в некоторых широких ложбинах стока. Здесь не встречаются многие бореальные виды, обычные в более южных и западных районах плато. Зато нередки многие арктоальпийские виды, отсутствующие в нижнем, лесном, поясе западных и южных районов, — *Dryas octopetala*, *Novosieversia glacialis*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *C. fuliginosa* subsp. *misandra*, *Saxifraga foliolosa* и др.

В нижнем поясе арктоальпийские виды чаще всего обитают в тундроидах на приозерных оконечностях конусов выноса, так называемых приозерьях (Куваев, 1980). Последние представляют собой инверсионный тип местообитаний, обязанный своим существованием неблагоприятному влиянию крупного озера. Сплошной полосы или пояса растительность приозерий в данном районе не образует. В тундроидах обычны *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Kobresia myosuroides*, *Carex capitata*, *C. capillaris* subsp. *fuscidula*, *Juncus triglumis*. *Salix reptans*, *Thalictrum alpinum*, *Draba pilosa*, *Melandrium apetalum*, *Saxifraga hirculus*, *Nardosmia gmelinii*, *N. glacialis* и др. Верхняя граница редколесий в данном районе просматривается на высоте 700 м, отдельные редины достигают 800 м, а единичные стланиковые экземпляры лиственницы — 900 м. Примерно к высоте 800 м приурочен верхний предел распространения таких доминирующих видов, как *Betula nana*, *Alnus fruticosa*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*. Последний только однажды был обнаружен на высоте 900 м. Эрикоидные кустарнички (*Empetrum nigrum* и *Arctous alpina*) и виды грушанковых выше 700 м фиксировались единично. Полоса лиственничных редин визуально довольно четко очерчивается высотами 700—800 м. На северных склонах в долинах в этом высотном интервале представлены также парковые ольшаники. Наблюдения позволили вычленить 3 ландшафтно-растительных пояса в изученном районе: лесотундровый, подгольцовый и гольцовый. Границы между ними были намечены на высоте 700 и 800 м.

Как можно видеть, высотные отметки границ ландшафтно-растительных поясов, установленных в полевых условиях визуально, и флористических поясов, определенных с использованием статистических данных, имеют заметные расхождения. В полевых условиях не был выявлен поясной рубеж на высоте 1000 м. Интерпретировать указанное расхождение можно двояко: либо связывать его с особенностями процессов динамики растительного покрова в данном районе, которые особенно остро проявляют себя в переходном подгольцовом поясе, либо относить их к несовершенствам ландшафтно-физиономического подхода при выявлении поясов и поясных границ. Объективно решить этот вопрос возможно, если бы флористический и геоботанический материалы были собраны и обработаны единым образом, как например, сделано для Восточного Памира (Ухачева, 1982, 1984).

Выявленные флористические пояса и поясные границы изученного района интересно сравнить с аналогичными данными, полученными нами ранее для южной части плато Путорана (Ухачева, Кожевников, 1984). К сожалению, это сравнение мы не можем сделать на статистической основе (например, сопоставить флористические параметры одноименных поясов с использованием соответствующих показателей) из-за их территориальной неравноценности. В обоих сравниваемых районах выявилось равное число поясов: по три на видовом уровне и по два на родовом и семейственном уровнях. Соответствующие пояса характеризуются равными высотными интервалами. Некоторые различия в этом отношении верхних поясов предопределены более низкими высотами гор на юге плато. Все пояса в районе оз. Аян расположены на 200 м выше по сравнению с таковыми на юге плато. Вероятнее всего это связано с увеличением континентальности климата, хотя прямых свидетельств этому (соответствующих метеорологических данных) не имеется. Однако еще в работах C. Schröter и Л. С. Берга было установлено, что массивность горной системы приводит к усилению континентальности и сухости климата (Станюкович, 1973). Особенно существенно это влияние на положение поясных границ в верхней части высот-



Группы высотных ступеней в районе оз. Аян (*А*) и на юге плато Путорана (*Б*), выделенные по признаку флористического сходства на видовом уровне.

Цифры в кружках — номера высотных ступеней, начиная с нижней; *цифры у линий* — коэффициент Жаккара (в %); *римские цифры и пунктирные линии* — высотные флористические пояса и их границы.

ного профиля (снеговой границы, верхней границы распространения высших растений и растительных сообществ, верхней границы леса). В обоих районах из двух поясных рубежей, выявленных на видовом уровне, наиболее значимым оказался верхний поясной рубеж. Об этом свидетельствуют уровни различий соответствующих поясов (табл. 2). Подтверждает это и приуроченность поясных рубежей на родовом и семейственном уровнях к высотам, близким к верхнему поясному рубежу, установленному на видовом уровне.

Сравниваемые районы плато Путорана различаются по всем основным флористическим показателям (табл. 3). Данные различия в основном отражают соответствующее зональное положение рассматриваемых территорий плато: южной части на севере лесной зоны, окрестностей оз. Аян в лесотундровой зоне. Наибольший вклад в эти различия вносят нижние пояса, так как именно они характеризуются наибольшим флористическим богатством. Во флоре нижнего пояса на юге плато повышена роль таких семейств, как *Ranunculaceae*, *Salicaceae*, *Rosaceae*, и таких родов, как *Equisetum*, *Calamagrostis*, *Pedicularis*. Во флоре нижнего пояса окрестностей оз. Аян более ощутима роль таких семейств, как *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Saxifragaceae*, и таких родов, как *Draba*, *Eriophorum*, *Poa*, *Potentilla*. Уровень различий верхних поясов оценить труднее ввиду более слабой развитости гольцовой флоры на юге плато из-за недостаточной высоты гор. Средний, подгольцовый, пояс в обоих районах обладает флорой переходного характера по отношению к флорам обоих соседних высотных поясов. Однако в районе оз. Аян он имеет несколько большее сходство с верхним, гольцовым, поясом, а на юге плато — с нижним, лесным, поясом (см. табл. 2 и рисунок). На основании имеющихся данных мы не можем достаточно обоснованно объяснить этот факт. Соответствующее влияние могли оказать различное зональное положение районов, различная степень развитости в них верхнего пояса, различное протекание процессов динамики растительного покрова в период последнего тысячелетия.

ТАБЛИЦА 4

Соотношение широтных и долготных географических элементов флоры в различных поясах в районе оз. Аян (1) и на юге плато Путорана (2)

Широтный элемент	Район, пояс	Долготные элементы							
		Ц		ЕА		А		АА	
		1	2	1	2	1	2	1	2
Арктический	Р	1	+	+	+	1	+	+	+
	I	+	+	+	0	+	+	+	+
	II	2	+	1	0	2	1	1	+
	III	0	1	0	1	1	1	1	1
Гипарктический	Р	10	5	1	2	4	3	1	+
	I	10	5	2	2	3	2	1	1
	II	6	6	2	3	4	3	2	+
	III	8	4	1	4	3	4	4	1
Бореальный	Р	17	23	7	13	8	7	2	2
	I	18	27	8	20	8	8	2	2
	II	10	15	5	11	3	7	1	1
	III	9	11	3	4	1	5	0	0
Арктоальпийский	Р	22	16	3	3	5	4	7	4
	I	22	13	3	2	4	2	6	3
	II	34	23	4	3	6	4	10	6
	III	41	33	6	4	6	7	10	10
Гипарктомонтанный	Р	4	4	1	2	2	4	+	+
	I	4	4	2	2	2	3	1	1
	II	2	5	1	3	2	4	1	+
	III	4	1	0	1	1	4	1	1
Монтанный	Р	0	0	0	0	1	2	0	0
	I	0	0	0	0	1	2	0	0
	II	0	0	0	0	1	3	0	0
	III	0	0	0	0	0	2	0	0

Примечание. Цифры — число видов (в %), «+» соответствует величине менее 1 %.

Различное зональное положение рассматриваемых районов плато особенно наглядно проявляется в соотношениях географических элементов флоры (табл. 3, 4). Южные районы плато Путорана по сравнению с районами оз. Аян имеют повышенное содержание бореальных, монтанных, гипарктомонтанных видов и соответственно пониженное содержание арктических, гипарктических и арктоальпийских видов. Среди долготных элементов флоры на юге плато наблюдаются особенно заметное увеличение роли евразиатского элемента и уменьшение роли циркумполярного. Отмеченные различия проявляются во всех высотных поясах при некоторых вариациях незначительного характера (табл. 4). На юге плато особенно заметно увеличение бореальных циркумполярных и бореальных евразиатских видов в нижнем и среднем поясах, гипарктомонтанных и монтанных (всех долготных групп) — в среднем поясе. В окрестностях оз. Аян имеет место явное увеличение роли арктоальпийских циркумполярных видов во всех поясах, гипарктических циркумполярных — в нижнем поясе, арктических (всех долготных элементов) — в среднем поясе.

Л. И. Малышев (1976) разделил флору Путорана на 3 высотных комплекса: лесной, высокогорный и общегорный. Первые 2 составлены видами, приуроченными в своем высотном размещении к соответствующим поясам. Общегорный комплекс включает виды, которые распространены как в лесном поясе, так и в высокогорьях. Действительно, в данном районе есть виды, которые можно встретить в пределах большей части или даже всего высотного профиля. Однако вряд ли правомерно рассматривать данную группу видов в качестве особого высотного комплекса наравне с лесным и высокогорным. Если последние 2 комплекса несут в себе определенный флорогенетический смысл, то комплекс общегорных видов в этом плане представляет искусственное объединение. Само наличие группы общегорных видов и набор ее во многом зависят от общих физико-географических особенностей данного района и характера его высотного профиля (диапазона высот, набора типов местообитаний и их высотной приуроченности, структуры рельефа и т. п.). В этом отношении показательно сравнение набора общегорных видов на юге плато Путорана и в окрестностях оз. Аян. На юге плато отмечены 20 видов, встречающихся по всему высотному профилю (215—1100 м). Из них — 10 бореальных, 7 арктоальпийских, 2 гипарктомонтанных, 1 гипарктический. В районе оз. Аян в пределах всего высотного профиля (470—1260 м) встречаются 29 видов (из них 21 арктоальпийский, 3 бореальных, 3 гипарктомонтанных, 1 гипарктический, 1 арктический). В высоких горах более южных широт (Кавказ, Тянь-Шань, Памиро-Алай) об общегорных видах говорить не приходится ввиду резких климатических различий нижних и верхних частей высотного профиля. Результаты наших исследований по высотному размещению растений на плато Путорана позволили выделить в данном районе 4 типа флор: лесной, лесотундровый, подгольцовый и гольцовый.

ЛИТЕРАТУРА

Водопьянова Н. С. Растительность Путорана. — В кн.: Флора Путорана. Новосибирск: Наука, 1976, с. 11—31. — *Куваев В. Б.* Высотное распределение растений в горах Путорана. Л.: Наука, 1980. 262 с. — *Малышев Л. И.* Количественная характеристика флоры Путорана. — В кн.: Флора Путорана. Новосибирск: Наука, 1976, с. 163—186. — *Павлов В. Н.* Растительный покров Западного Тянь-Шаня. М.: Изд-во МГУ, 1980. 246 с. — *Петроченко Ю. Н.* Флористическое районирование Путорана. — В кн.: Флора Путорана. Новосибирск: Наука, 1976а, с. 237—242. — *Петроченко Ю. Н.* Обзор обследованных участков конкретных флор Путорана. — Там же, 1976б, с. 32—39. — *Станюкович К. В.* Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе: Дониш, 1973. 412 с. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Ухачева В. Н.* Количественный подход к определению границ поясных экосистем (на примере Восточного Памира). — В кн.: Пространственная структура экосистем. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982, с. 65—74. — *Ухачева В. Н.* Флора нивального пояса Памира. — Вестн. ЛГУ, 1983, № 21, с. 97—99. — *Ухачева В. Н.* К высотной поясности бассейна реки Аличур (Памир). — Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1984, № 12, с. 64—69. — *Ухачева В. Н.*, *Кожевников Ю. П.* Выявление флористических поясов в горных районах (на примере юго-западной части плато Путорана). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 6, с. 753—761. — *Шмидт В. М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 176 с.

Ленинградский государственный университет,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 XII 1985.

SUMMARY

The pattern of altitudinal allocation of plants in the highest central region of Putorana plateau is discussed. The corresponding comparative data on the south-western part of the Plateau are given. Some common features of the altitudinal distribution of plants in this region are debated.

УДК 581.9 : 633.2.03 : 627.15

Ю. А. Львов, Л. Ф. Шепелева, Е. Д. Лапшина

ОЦЕНКА ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ ПО ФЛУКТУАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ ИХ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

YU. A. LVOV, L. F. SHEPELEVA, E. D. LAPSHINA. THE EVALUATION OF FLOOD PLAIN MEADOWS IN ACCORDANCE WITH FLUCTUATION ABILITY OF THEIR VEGETATION COVER

Рассматривается флуктуационная динамика фитоценозов на примере лугов поймы Средней Оби. Анализ флуктуаций проведен с помощью экологических шкал Л. Г. Раменского. Предлагается способ прогноза доминантных состояний луговых сообществ на основе их экологической валентности.

Формы реакции отдельного растения на действие того или иного фактора среды получили, начиная с работы I. Sachs (1887), надежное обоснование и удобную форму отражения в виде так называемой большой кривой роста. Эта кривая позволяет определить на шкале напряженности экологического фактора амплитуду жизнедеятельности растения и выявить кардинальные точки этой амплитуды: минимума, при котором проявляется ростовая реакция растения, оптимума и максимума, т. е. той напряженности фактора, при которой жизнедеятельность приостанавливается. Оптимум реакции растения обычно смещен в сторону точки максимума, реже — минимума, отчего кривая роста, как правило, оказывается асимметричной. За пределами точек минимума и максимума растения переносят неблагоприятные для них условия в состоянии покоя. Амплитуда жизни, таким образом, значительно шире амплитуды жизнедеятельности, а свойства растения по отношению к фактору среды описываются положением кардинальных точек.

Градации интенсивности экологических факторов наиболее аргументированы в шкалах Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956), ранжирующих активное богатство почвы, общее увлажнение местообитания, переменность увлажнения и пр. Ступень шкалы может быть использована и как мера напряженности экологического фактора, и как мера экологической амплитуды растения. Шкалы Раменского обладают очень широким спектром применения (Сорокина, 1953; Прижуков, 1962; Казанская, Утехин, 1971; Соболев, 1978) и неоднократно использовались для оценки экологических изменений местообитаний, накапливающихся за определенный промежуток времени и выражающихся в изменении состава и обилия растений.

Ряд авторов (Богачев, Соболев, 1969; Казанская, Утехин, 1971; Голуб и др., 1974) для выяснения динамических процессов оценку местообитаний производили дважды с промежутком между наблюдениями в несколько лет, что позволяет выяснить тенденцию и форму развития биогеоценоза, интенсивность происшедших изменений. В другом случае (Селедец, 1973) с помощью шкал сравнивались земельные выделы, сходные по местоположению, но различные по степени внешнего воздействия. В торфяных болотах может быть ретроспективно произведена оценка экологических изменений местообитаний по составу остатков растений в торфе (Куркин, 1976; Львов, 1979а). На осушенных болотах выявляются былые экологические состояния по составу торфа, а современные — по составу растительного покрова (Лапшина, Бекасова, 1983), что дает возможность оценить результативность мелиоративного воздействия.

Подобные сравнительно-экологические способы использования шкал позволяют в основном выяснить направленные (сукцессионные) процессы. Однако с помощью шкал возможна также оценка ненаправленных (флуктуационных) ритмов, вызывающихся резкими и более или менее регулярными колебаниями напряженности какого-либо экологического фактора или группы их, например атмосферной и почвенной увлажненности. На лугах (Родман, Горяинова, 1978) и в лесах (Ипатов, Тархова, 1969) для исследования амплитуды флуктуаций фитоценозов наблюдения проводили ежегодно в течение ряда лет. Выяснено, что разногодичные флуктуации лесных местообитаний незначительны. По нашим наблюдениям, они малы и на разных типах болот. Это понятно: лесные и болотные местообитания развиваются под мощным стабилизирующим влиянием в первом случае лесного полога, во втором — под влиянием косной компоненты — торфяного тела, меняющего свой объем в зависимости от количества поступающей влаги. Можно полагать, что биогеоценозы проявляют разные типы устойчивости к разногодичной (флуктуационной) динамике факторов среды. Они могут ее сглаживать буферными свойствами косных компонентов. Они способны смягчать ее мощным фитоценотическим действием: реагировать изменением роста и продуктивности растений, в первую очередь — доминантов, видоизменять состав доминантов, резко увеличивать долю эксплерентов (Раменский, 1938), сохранять потенциальные доминанты в виде покоящихся органов и пр.

Известно (Раменский, 1938; Работнов, 1957, 1962, и др.), что пойменные луговые сообщества характеризуются высокой разногодичной изменчивостью. Во многих из них происходит регулярная смена доминантов, отличающихся по экологической принадлежности: в годы высоких и длительных половодий в составе травостоя преобладают влатолюбивые виды, в годы низкой воды — сухолюбивые. Можно говорить об экологической поливалентности лугов (Львов, 1979б), проявляющейся в сменах состава доминантов, различающихся экологическими потребностями. При смене доминантов, обладающих разными формами роста, может наблюдаться также значительная динамика урожайности (биологической продуктивности).

Исследование флуктуационной динамики фитоценозов важно не только в теоретическом плане, оно имеет и важное практическое значение, поскольку позволяет выполнять прогноз состава и урожайности фитоценозов в зависимости от состояния условий года. Весьма важен такой прогноз для пойм крупных сибирских рек, где в настоящее время развивается крупное индустриальное кормодобывающее производство.

Начиная с 1976 г. в пойме среднего отрезка течения р. Оби на юге Томской обл. мы проводили ежегодные исследования состава и продуктивности луговых ценозов. Наблюдения вели на стационарных площадках, расположенных на профилях, пересекающих пойму, что позволяет, с одной стороны, более или менее полно охватить разнообразие типов луговых сообществ, а с другой — обоснованно экстраполировать данные учетных площадей на соответствующие высотные уровни и контуры пойменных выделов (Шепелева, Петрова, 1982). Ежегодно повторяемый учет состава сообществ производили путем как геоботанического описания растительности пробной площади, так и весового учета каждого вида в сериях пробных укосов. Многолетние (6—9-летние) наблюдения проводили в 15 сообществах. Направленность изменений определяли методом ежегодной экологической оценки местообитаний при помощи шкал Раменского.

Анализ экологического состояния сообществ показал, что местообитания всех пойменных луговых угодий близки между собой по показателям активного богатства почвы и переменности увлажнения и относятся к категории довольно богатых умеренно переменных. По отношению к фактору увлажнения они различаются значительно — от условий сухолугового до болотного увлажнения. По этой причине экологические группы видов выделены только на основе шкалы увлажнения. Подобным образом использовал экологические таблицы Раменского Ю. В. Титов (1975). По положению индивидуальных экологических кривых на шкале общего увлажнения и по положению точек оптимума все виды растений были объединены в 8 групп, причем для некоторых широко распространенных в пойме Оби видов положение точек оптимума было уточнено по их приуроченности к определенным местообитаниям и замещаемости в разногодичной динамике. Названия растений приводятся по нормам современной номенклатуры (Черепанов, 1981).

Субксерофиты (СК) с оптимумом развития в пределах 47—52 ступеней шкалы увлажнения: *Arenaria serpillifolia* L., *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn., *Campanula cervicaria* L., *Carex ericetorum* Poll., *Crepis praemorsa* (L.) Tausch, *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Filipendula vulgaris* Moench, *Fragaria viridis* Duch., *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., *Lathyrus tuberosus* L., *Lepidium ruderale* L., *Lithospermum officinale* L., *Medicago falcata* L., *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Phlomis tuberosa* L., *Plantago urvillei* Opiz, *Polygala comosa* Schkuhr, *Seseli krylovii* M. Pimen. et Sdobnina и др.

Ксеромезофиты (КМ) в интервале 53—63 ступеней: *Achillea millefolium* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Artemisia dracunculus* L., *A. vulgaris* L., *Astragalus danicus* Retz., *Berteroa incana* (L.) DC., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Calamagrostis pseudophragmites* Koel., *Campanula glomerata* L., *C. rotundifolia* L., *C. sibirica* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Carduus crispus* L., *Carex praecox* Schreb., *C. tomentosa* L., *Centaurea scabiosa* L., *Crepis tectorum* L., *Dianthus deltoides* L., *D. superbus* L., *Draba nemorosa* L., *Dracocephalum ruyschiana* L., *D. nutans* L., *Erigeron acris* L., *Galium mollugo* L., *G. verum* L., *Inula salicina* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Origanum vulgare* L., *Picris hieracioides* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Plantago media* L., *Poa angustifolia* L., *Potentilla argentea* L., *P. norvegica* L., *Ranunculus polyanthemos* L., *Rubus caesius* L. и др.

Мезофиты (М) в отрезке шкалы между 64—68 ступенями: *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Calamagrostis epigeios* Roth, *Carum carvi* L., *Dactylis glomerata* L., *Equisetum arvense* L., *E. pratense* L., *Galium boreale* L., *Geranium pratense* L., *G. sylvaticum* L., *Geum urbanum* L., *Glechoma hederacea* L., *Fragaria vesca* L., *Festuca pratensis* Huds., *Hieracium umbellatum* L., *Hypericum perforatum* L., *Lamium album* L., *Lathyrus pratensis* L., *Luzula pallescens* Sw., *Matricaria perforata* Mérat, *Phleum pratense* L., *Poa pratensis* L., *Prunella vulgaris* L., *Rhinanthus glacialis* Personnat, *Rubus saxatilis* L., *Rumex acetosa* L., *Serratula wolffii* Andrae, *Taraxacum officinale* Wigg., *Vicia cracca* L., *V. megalotropis* Ledeb.

Эвмезофиты (ЭМ) в границах 69—76 ступеней: *Agrostis gigantea* Roth, *A. canina* L., *Allium angulosum* L., *Alopecurus pratensis* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Carex leporina* L., *Cerastium holosteoides* Fries, *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *C. setosum* Bess., *Galium septentrionale* Roem. et Schult., *Moeringia lateriflora* (L.) Fenzl, *Plantago major* L., *Poa annua* L., *Potentilla anserina* L., *Ranunculus acris* L., *R. monophyllus* Ovcz., *Rumex confertus* Willd., *Sanguisorba officinalis* L.

Гидромезофиты (ГМ) в пределах 77—88 ступеней: *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Calestania palustris* (L.) K.-Pol., *Cardamine pratensis* L., *Carex appropinquata* Schum., *C. elongata* L., *C. disticha* Huds., *C. paupercula* Michx., *Cnidium dubium* Thell., *Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br., *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *D. maculata* (L.) Soó, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Galium uliginosum* L., *Geum rivale* L., *Impatiens noli-tangere* L., *Inula britannica* L., *Juncus bufonius* L., *J. compressus* Jacq., *J. filiformis* L., *Lathyrus palustris* L., *Mentha arvensis* L., *Myosotis caespitosa* K. F. Schultz, *Poa palustris* L., *Ranunculus repens* L., *Sonchus arvensis* L., *Thalictrum flavum* L. и др.

Субгидрофиты (СГ) в границах 89—94 ступеней: *Agrostis stolonifera* L., *Achillea cartilaginea* Ledeb., *Alopecurus aequalis* Sobol., *Bidens tripartita* L., *Calamagrostis phragmitoides* C. Hartm., *Caltha palustris* L., *Carex cinerea* Poll., *C. dioica* L., *C. cespitosa* L., *C. juncella* Th. Fries, *C. vulpina* L., *Epilobium palustre* L., *Equisetum palustre* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Lycopus exaltatus* L., *Myosotis palustris* (L.) L., *Myosoton aquaticum* (L.) Moench, *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Pedicularis palustris* L., *Polygonum amphibium* L. и др.

Аэрогидрофиты (АГ) в рамках 95—103 ступеней: *Acorus calamus* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Calla palustris*

Экологическая характеристика лугов поймы Средней Оби

Фитоценоз	Обеспеченность затопления, %	Положение в рельефе	Почва	Экологическая формула
Шегарский отрезок поймы Оби				
Коротконожковый	0—10	Гривы прирусловой поймы	Слоистая	$\text{СК}+\underline{\text{КМ}}+\text{М}$
Овсяницево-узколистно-мятликовый	10—25	То же	Дерново-слоистая	$\text{СК}+\underline{\text{КМ}}+\underline{\text{М}}+\text{ЭМ}$
Разнотравно-узколистно-мятликовый	10—25	» »	То же	То же
Мятликово-овсяницевый	25—50	Склоны грив переходной зоны от прирусловой к центральной пойме	Дерново-луговая	$\text{СК}+\text{КМ}+\underline{\text{М}}+\text{ЭМ}+\text{ГМ}$
Разнотравно-овсяницевый	25—50	Гривы центральной поймы	То же	$\text{КМ}+\underline{\text{М}}+\text{ЭМ}+\text{ГМ}+\text{СГ}$
Овсяницево-лисохвостный	50	То же	Луговая	$\text{КМ}+\underline{\text{М}}+\underline{\text{ЭМ}}+\text{ГМ}+\text{СГ}$
Осоково-мятликовый	50—75	» »	Лугово-болотная	$\text{КМ}+\underline{\text{М}}+\underline{\text{ЭМ}}+\underline{\text{ГМ}}+\underline{\text{СГ}}+\text{АГ}$
Дернистоосоковый	50—75	Замкнутые котловины центральной поймы	Болотная (торфяная)	$\underline{\text{М}}+\underline{\text{ЭМ}}+\underline{\text{ГМ}}+\underline{\underline{\text{СГ}}}+\underline{\text{АГ}}$
Осоковый	75	Низины центральной поймы	Болотная	$\text{ГМ}+\underline{\text{СГ}}+\underline{\text{АГ}}$
Колпашевский отрезок поймы Оби				
Мятликово-пырейный	25	Гривы переходной зоны от прирусловой к центральной пойме	Дерново-луговая	$\text{КМ}+\underline{\text{М}}+\underline{\text{ЭМ}}+\text{ГМ}+\text{СГ}$
Злаково-разнотравный	25—50	То же	То же	$\text{КМ}+\underline{\text{М}}+\underline{\text{ЭМ}}+\underline{\text{ГМ}}+\text{СГ}+\text{АГ}$
Разнотравно-дернистоосоковый	50	Гривы центральной поймы	Луговая	$\text{КМ}+\text{М}+\underline{\text{ЭМ}}+\underline{\text{ГМ}}+\underline{\text{СГ}}+\text{АГ}$
Дернистоосоковый	50—75	Склоны грив центральной поймы	То же	$\text{М}+\text{ЭМ}+\underline{\text{ГМ}}+\underline{\underline{\text{СГ}}}+\text{АГ}$
Канареечниково-остроосоковый	75—95	Ложбины переходной зоны от прирусловой к центральной пойме	Лугово-болотная	$\text{М}+\text{ЭМ}+\text{ГМ}+\underline{\text{СГ}}+\underline{\text{АГ}}$
Остроосоковый	75—95	Низины центральной поймы	Болотная	$\text{ГМ}+\text{СГ}+\underline{\text{АГ}}$

Примечание. Экологические группы, содержащие виды — потенциальные доминанты, подчеркнуты одной чертой; экологические группы с устойчиво доминирующими видами — двумя.

L., *Carex acuta* L., *C. atherodes* Spreng., *C. chordorrhiza* Ehrh., *C. diandra* Schrank, *C. rostrata* Stokes, *C. lasiocarpa* Ehrh., *C. limosa* L., *C. riparia* Curt., *C. vesicaria* L., *Cicuta virosa* L., *Comarum palustre* L., *Equisetum fluviatile* L., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Galium palustre* L., *Lythrum salicaria* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Rumex aquaticus* L., *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link, *Sium latifolium* L. и др.

Гидрофиты (Г) в рамках 103—120 ступеней: *Butomus umbellatus* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Nuphar lutea* Smith, *Nymphaea candida* J. et C. Presl, *N. tetragona* Georgi, *Potamogeton natans* L., *P. perfoliatus* L., *Stratiotes aloides* L.

Экологический состав травостоев учетных площадок устанавливался по наличию представителей тех или иных экологических групп. Выяснилось, что экологическая разнородность видового состава характерна для всех пойменных лугов. Каждый фитоценоз образован представителями нескольких смежных экологических групп, а набор их соответствует диапазону разногодичных гидрологических изменений, характерных для данного местообитания. Наиболее велика экологическая неоднородность лугов средних уровней, отличающихся наибольшей неустойчивостью увлажнения (25—75 %-й обеспеченности затопления) (см. таблицу).

Гидрологический режим пойменных местообитаний определяется в основном высотой и длительностью стояния полых вод, поэтому существует определенная закономерность в размещении сообществ различного экологического состава по высотным уровням и зонам поймы. Если на высоких гривах прирусловой и центральной пойм количественно преобладающими (по числу видов и фитомассе) являются представители групп КМ и М, то на средних уровнях это М, ЭМ и ГМ, а на низких — СГ и АГ.

Разногодичное изменение числа видов в составе обских лугов происходит в небольших размерах. Для доминантных видов характерно постоянное присутствие в травостоях, в то время как некоторые малообильные виды в неблагоприятные для них годы в составе сообществ не были отмечены. Возможно, что многие из них переживают этот период в состоянии скрытых покоящихся органов (Работнов, 1962; Куркин, 1976). Основная часть видового состава пойменного лугового сообщества, составляющая 85—95 % полного списка видов, регистрируется из года в год, поэтому можно говорить о высокой устойчивости видового состава пойменных обских лугов, что ранее было показано для пойм европейской части СССР (Раменский, 1938; Работнов, 1955, 1965; Котелина, 1967; Ниценко, 1969, и др.). Еще более высоким постоянством в разногодичной изменчивости луговых сообществ обладает экологический состав: «появление» или «исчезновение» групп (второстепенных, представленных небольшим числом малообильных видов) наблюдалось только при дигрессиях сообществ.

В конкретном фитоценозе не каждая его слагающая экологическая группа содержит способные к доминированию виды. Например, в коротконожковом сообществе довольно сложного экологического состава — $\text{СК}+\underline{\text{КМ}}+\text{М}$ лишь средняя группа содержит доминантноспособный вид — *Brachypodium pinnatum*, что позволяет выделить в формуле группу ксеромезофитов. В другом фитоценозе экологического состава $\text{М}+\text{ЭМ}+\text{ГМ}+\underline{\text{СГ}}+\underline{\text{АГ}}$ потенциальные доминанты *Carex acuta* и *Phalaroides arundinacea* относятся к различным экологическим группам, и в разные годы описаний это сообщество может быть отнесено то к остроосоковой, то к канареечниковой ассоциациям, входить в группы то торфянистых, то болотистых лугов. Доминантноспособные виды, как правило, содержатся в преобладающих экологических группах.

Эти сообщества различаются экологической валентностью. В первом случае мы имеем дело с моновалентным фитоценозом; при флуктуациях увлажнения местообитания его доминантный состав остается стабильным. Во втором случае — экологически бивалентное сообщество; входящие в его состав доминанты могут сменять друг друга в зависимости от складывающихся гидрологических условий (рис. 1). Понятия экологической разнородности и экологической валентности сообщества — не синонимы. Они характеризуют близкие, но все же разные свойства динамики фитоценоза. Разнородность как структурный показатель шире валентности, она включает все присутствующие в фитоценозе экологические группы, в том числе и те, которые лишены видов, способных к доминированию, или занимают специфические мало распространенные экологические ниши.

Моновалентные фитоценозы приурочены, как правило, к местообитаниям со слабой переменностью увлажнения; поливалентные, напротив, развиты в местообитаниях высокой переменности увлажнения. В рельефе поймы первому условию соответствуют наиболее высокие и в ряде случаев низкие уровни затопления. В этих местообитаниях резкая смена условий увлажнения (заливание полыми водами высоких грив или недостаточное увлажнение низкой поймы) происходит редко — раз в 10—100 лет, в то время как средние уровни поймы обеспечены половодьем более регулярно — раз в 2—3 года. Однако на всех уровнях местные условия рельефа, литология, антропогенные воздействия могут способствовать застою воды, ее перераспределению, так что в масштабе

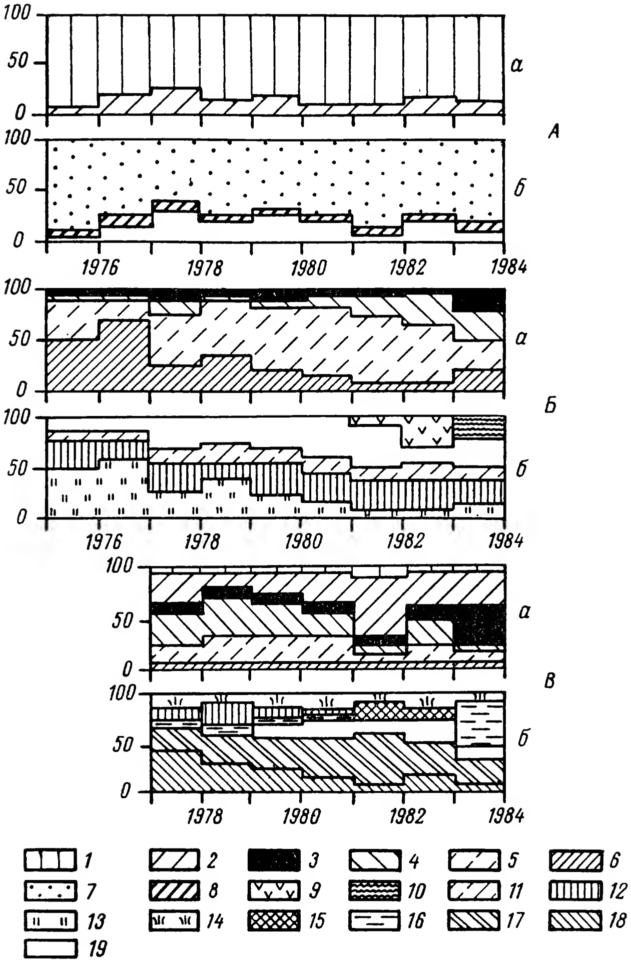


Рис. 1. Флуктуации экологического состава (*а*) и состава доминантов (*б*) луговых сообществ поймы Средней Оби.

По оси абсцисс — годы исследования, *по оси ординат* — процентное участие групп и видов. Сообщества: *А* — коротконожковое, *Б* — канареечниково-остроосоковое, *В* — осоково-мятликовое. *1* — ксеромезофиты, *2* — мезофиты, *3* — эвмезофиты, *4* — гидромезофиты, *5* — субгидрофиты, *6* — аэрогидрофиты, *7* — *Brachypodium pinnatum*, *8* — *Calamagrostis epigeios*, *9* — *Thalictrum flavum*, *10* — *Cirsium setosum*, *11* — *Calamagrostis phragmitoides*, *12* — *Phalaroides arundinacea*, *13* — *Carex acuta*, *14* — *C. cespitosa*, *15* — *Festuca pratensis*, *16* — *Alopecurus pratensis*, *17* — *Poa pratensis*, *18* — *P. palustris*, *19* — виды с обилием менее 5%.

фитоценозов полного соответствия между высотными уровнями поймы, характеризующимися определенной обеспеченностью затопления, и валентностью сообществ, так же как между уровнями и экологической разнородностью, нет (см. таблицу).

Моновалентные, в нашем понимании, сообщества соответствуют «моно-» и «синэдификаторным», поливалентные — «переменноэдификаторным» (Куркин, 1976) или «сменнодоминантным» (Работнов, 1962, 1984) ценозам. Так как изменение состава доминирующих видов может происходить в пределах нескольких экологических групп, то понятие «валентность» детализирует понятие «сменнодоминантность». Исходя из относительного постоянства по годам видового и экологического составов сообществ и постоянного присутствия в травостое доминантных видов валентность сообществ, а следовательно, и все его доминантные состояния можно определять при одноразовом геоботаническом обследовании.

Для каждого лугового сообщества можно написать так называемую динамическую формулу, указав в формуле экологического состава доминантноспособные виды. Например, динамические формулы сообществ, рассмотренных на рис. 1, выглядят следующим образом: $\text{СК}+\underline{\text{КМ}}+\text{М}$ (*Brachypodium pinnatum*), $\text{М}+\text{ЭМ}+\text{ГМ}+\underline{\text{СГ}}+\underline{\text{АГ}}$ (*Phalaroides arundinacea*, *Carex acuta*), $\text{КМ}+\underline{\text{М}}+\underline{\text{ЭМ}}+\underline{\text{ГМ}}+\underline{\text{СГ}}+\text{АГ}$ (*Poa pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Poa palustris*, *Phalaroides arundinacea*). Динамическая формула направлена на выяснение состава доминирующих видов в отдельные годы, а так как эти виды в основном определяют продуктивность и качество травостоя, то она имеет практическое значение. Формула может использоваться для построения экологических классификаций пойменных лугов, поскольку создается на основе стабильных во флуктуационной динамике показателей сообществ.

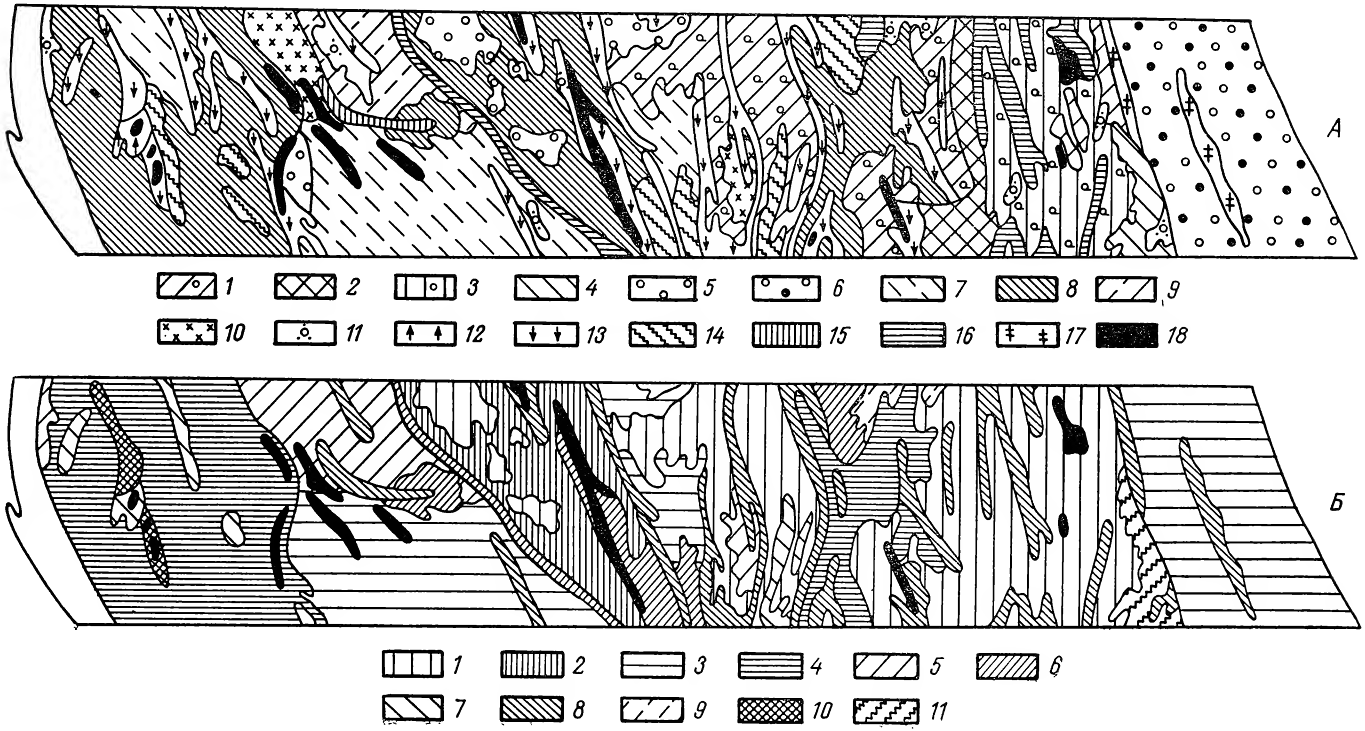
На возможность достижения видом господствующего положения в сообществе влияет степень его участия, чем она выше, тем выше конкурентоспособность популяции. При определении валентности сообществ поэтому важным оказывается знание той наименьшей степени участия вида, или того «порога преуспеяния» (Куркин, 1976), начиная с которого вид способен в течение короткого отрезка времени (одного вегетационного сезона) стать преобладающим. По результатам изучения динамики обилия видов луговых сообществ поймы Оби на стационарных площадках установлено, что эти пороги определяются в основном биоморфологическими свойствами видов. Для вегетативно-подвижных (Голубев, 1962) длиннокорневищных (*Carex acuta*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens* и др.) и корнеотпрысковых многолетников установлен порог 5 %, слабоподвижных короткокорневищных и рыхлокустовых (*Poa pratensis*, *P. angustifolia*, *P. palustris*, *Festuca pratensis* и др.) — 5—15, плотнокустовых (*Carex cespitosa*) — 15—25.

Как показал анализ многолетней динамики обилия видовых ценопопуляций, ряд видов — ассектаторы — способен лишь к небольшим изменениям своего участия в сообществах (от 0 до 5 %), другие — к более значительным, но в смежные годы растения, меняя свое участие, как правило, не перешагивают через несколько категорий обилия. Внезапные «вспышки обилия» какого-либо вида, особенно из группы сорного разнотравья (*Cirsium setosum*, *Taraxacum officinale*, *Rhinanthus glacialis*, *Achillea cartilaginea*), свидетельствуют о кризисном состоянии фитоценоза, о переходе местообитания за рамки флуктуационной динамики, о включении иных механизмов фитоценотической изменчивости.

При многолетнем сохранении нового состояния местообитания происходит внедрение новых доминантов из экологических групп, не отраженных в былом составе фитоценоза, т. е. сукцессия фитоценозов. Напротив, если изменение условий было кратковременным и продолжалось 1—2 вегетационных сезона, то исходный фитоценоз восстанавливается. Перечисленные виды, обладая высокой вегетативной подвижностью или бурным семенным возобновлением и широкой экологической амплитудой (эксплеренты), или свойствами эдификаторофобов (флуктуационные эксплеренты Работнова, 1984), заполняют пространство местообитания при угнетении доминантов, ослаблении их конкурентных свойств.

Исходя из этих соображений, необходимо в расчете диапазона экологической динамики фитоценоза рассматривать эксплеренты в качестве возможных доминантов; они помогают обозначить в динамической формуле те крайние состояния флуктуирующего фитоценоза, при которых возможно еще восстановление его состава и свойств. В то же время при определении экологической валентности фитоценоза эти растения не учитываются, их доминирование — свидетельство распада сообщества.

Иного подхода требует многолетнее разнотравье. На средних высотных уровнях в пойме Оби распространены полидоминантные злаково-разнотравные и осоково-разнотравные ценозы в которых по фитомассе и суммарному проективному покрытию преобладают виды из группы разнотравья (*Sanguisorba officinalis*, *Filipendula ulmaria*, *Hieracium umbellatum*, *Geranium pratense*, *Serratula wolffii*), близкие между собой по жизненной форме и вегетативной подвижности (Серебряков, 1962; Голубев, 1962), но входящие в разные экологические группы. В качестве потенциального доминанта целесообразно рассматривать всю совокупность видов многолетнего разнотравья, входящую в одну экологическую группу, например субксерофильное, мезофильное разнотравье.


А
Б

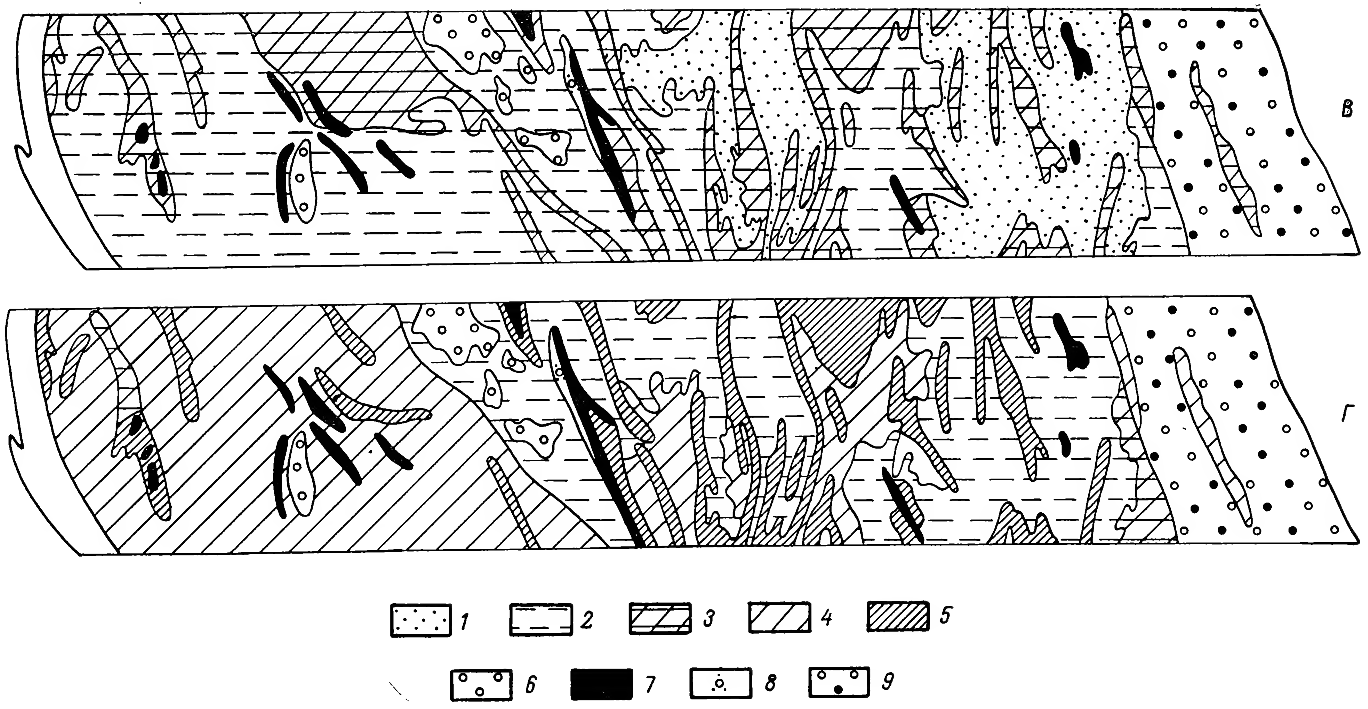


Рис. 2. Фрагменты геоботанической карты (*А*), совмещенной карты валентности и экологического состава сообществ (*Б*), продуктивности луговых сообществ на сухой (*В*) и влажный (*Г*) периоды ключевого участка Симанского пойменного массива.

А. Высокий уровень: *1* — кострово-разнотравные слабо залесенные луга, *2* — разнотравно-коротконожковые луга, *3* — разнотравно-коротконожковые слабо залесенные луга, *4* — злаково-разнотравные луга, *5* — осинники разнотравные, *6* — полидоминантные кустарниковые прирусловые леса. Средний уровень: *7* — овсяницевые и разнотравно-овсяницевые луга, *8* — разнотравно-злаковые и злаково-разнотравные луга, *9* — разнотравно-лисохвостные луга, *10* — пырейно-лисохвостные луга, *11* —ивово-осиновые кустарниковые заросли. Средненизкий уровень: *12* — канареечниковые луга, *13* — разнотравно-дернистоосоковые и бодяково-дернистоосоковые луга, *14* — тростниковидновейниковые луга. Низкий уровень: *15* — тростниковые луга; *16* — тростянковые луга; *17* — хвощевые, веховые, частуховые заросли; *18* — озера. *Б*. Одновалентные сообщества: *1* — ксеромезофильные, *3* — мезофильные, *5* — эвмезофильные, *7* — субгидрофильные, *9* — аэрогидрофильные. Двухвалентные сообщества: *2* — ксеромезофильно-мезофильные, *4*—мезофильно-эвмезофильные, *6* — гидромезофильно-субгидрофильные, *8* — субгидрофильно-аэрогидрофильные, *11* — субксерофильно-ксеромезофильные. Трехвалентные сообщества: *10* — эвмезофильно-гидромезофильно-субгидрофильные. *В*, *Г* — продуктивность (ц/г): *1* — менее 10, *2* — 10—20, *3* — 20—30, *4* — 30—40, *5* — более 40, *6—9* — то же, что на *А*.

Таким образом, анализ разногодичной изменчивости сообществ поймы Оби показывает, что в видовом составе фитоценоза полностью отражена его флуктуационная возможность, выявляемая при разовом описании сообществ. Она может быть выражена динамической формулой, представлена на карте. Были проведены полевое дешифрирование аэрофотоснимков и геоботаническое описание растительности участка поймы Средней Оби в 1983 г. В результате созданы карты: геоботаническая, совмещенная карта валентности и экологического состава луговых сообществ, карты продуктивности лугов на сухой и влажный периоды (рис. 2). Для определения величины продуктивности учитывали форму роста потенциальных доминантов и их состояние при различных условиях увлажнения.

Использование таких серий карт позволяет, во-первых, оценить динамичность местообитаний и обоснованно рекомендовать приемы рационального использования, в частности подбор видов со сходными или различающимися экологическими требованиями для залужения и подсева, а также выбор наиболее подходящих участков для создания агроценозов; во-вторых, выделить наиболее ценные в хозяйственном отношении земли с травостоями высокой продуктивности и качества при любых гидрологических условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Богачев В. К., Соболев Л. Н. Об изучении динамики растительности в связи с гидростроительством. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 8, с. 1278—1282. — *Голуб В. Б., Горяинова И. Н., Родман Л. С.* Оценка изменчивости растительности лугов Волго-Ахтубинской поймы как показателя гидрологических условий. — В кн.: Биогеография и народное хозяйство. М.: Моск. фил. географ. общества СССР, 1974, с. 7—8. — *Голубев В. Н.* Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. — В кн.: Тр. Центрально-Черноземного гос. заповедника им. проф. В. В. Алехина. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1962, вып. 7. 511 с. — *Ипатов В. С., Тархова Т. Н.* Исследования разногодичной изменчивости растительного покрова в таежном лесу. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 12, с. 128—136. — *Казанская Н. С., Утехин В. Д.* Опыт применения экологических шкал Л. Г. Раменского при количественном изучении динамики растительности. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 8, с. 1135—1140. — *Котелина Н. С.* Динамика луговой растительности р. Вычегды. Л.: Наука, 1967. 84 с. — *Куркин К. А.* Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с. — *Лапшина Е. Д., Бекасова Н. А.* Экологическая оценка степени мелиоративного воздействия на осушаемый болотный массив. — В кн.: Материалы 4 регион. науч.-практ. конф. «Молодые ученые и специалисты — народному хозяйству», биология. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1983, с. 23—24. — *Львов Ю. А.* Болотный процесс как фактор среды обитания человека в Западной Сибири. — В кн.: Особенности естественно-географической среды и исторические процессы в Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979а, с. 12—18. — *Львов Ю. А.* Биогеоценология. — В кн.: Иоганзен Б. Г., Лаптев И. П., Львов Ю. А. Экология, биогеоценология и охрана природы. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979б, с. 96—172. — *Ниценко А. А.* Некоторые наблюдения над динамикой луговых ассоциаций. — В кн.: Проблемы ботаники. М.: Наука, 1969, вып. 11, с. 205—217. — *Прижуков Ф. Б.* Опыт оценки растительности поймы р. Луги по экологическим таблицам Л. Г. Раменского. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 1, с. 92—95. — *Работнов Т. А.* Разногодичная изменчивость лугов (наблюдения в пойме р. Оки). — Бюл. МОИП, отд. биол., 1955, т. 60, вып. 3, с. 9—30. — *Работнов Т. А.* Основные виды изменчивости луговой растительности. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1957, т. 62, вып. 5, с. 93—103. — *Работнов Т. А.* Изменчивость луговых ценозов и ее значение для практики геоботанических исследований. — В кн.: Геоботаническое изучение лугов. Сборник ботанических работ. Минск: Наука и техника, 1962, вып. 4, с. 5—17. — *Работнов Т. А.* О динамичности структуры полидоминантных луговых ценозов. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 10, с. 1396—1408. — *Работнов Т. А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1984. 320 с. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Родман Л. С., Горяинова И. Н.* Итоги изучения динамики растительности Волго-Ахтубинской поймы. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1978, т. 83, вып. 5, с. 65—77. — *Селедец В. П.* Влияние антропогенных факторов на изменение естественного растительного покрова южной части п-ва Камчатки. — В кн.: Природа и человек. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973, с. 128—136. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с. — *Соболев Л. Н.* Методика эколого-типологического исследования земель. Фрунзе: Илим, 1978. 111 с. — *Сорокина В. А.* Опыт применения методов Л. Г. Раменского. — Бот. журн., 1953, т. 37, № 5, с. 718—728. — *Титов Ю. В.* Некоторые предложения к усовершенствованию экологической терминологии. — Экология, 1975, № 4, с. 13—19. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шепелева Л. Ф., Петрова Н. Г.* Растительность ландшафтных комплексов южной части поймы Средней Оби. Деп. в ВИНИТИ, № 2656-82, 31.05.82. — *Sachs I.* Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. Leipzig, 1887. 884 S.

Томский государственный университет.

Получено 6 V 1986.

SUMMARY

The meadow phytocoenoses of the Middle Ob flood plain are ecologically heterogenous and usually include several ecologic groups containing potentially dominant species. The ability of different ecological groups to become dominant is realized in the years with appropriate humidity, which determines variability of different meadow types. Monovalent phytocoenoses containing only one ecological group with dominant species and polyvalent ones with several such groups are distinguished. The valence of the community is determined by the year dynamics in environmental conditions; in the case discussed here — by the regime of flood plain inundations. The analysis of meadow ecological composition enables to make dynamic maps of meadow communities and to predict meadow composition, structure and productivity in years differing in the humidity regime.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561 : 551.794 (571.511)

Ж. М. Белорусова, Н. В. Ловелиус, В. В. Украинцева

РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИРОДЫ ТАЙМЫРА В ГОЛОЦЕНЕ

ZH. M. BELORUSOVA, N. V. LOVELIUS, V. V. UKRAINTSEVA. REGIONAL FEATURES IN THE TAIMIR NATURE ALTERATION IN HOLOCENE

В связи с редкой находкой нескольких пней лиственницы, захороненных в прижизненном состоянии и датируемых ранним голоценом, по-новому рассматривается палеогеография Восточного Таймыра. Результаты комплексных исследований свидетельствуют, что в криохроны раннего и среднего голоцена, а возможно, и позднего плейстоцена были все условия для сохранения древесной растительности в восточной части Северо-Сибирской низменности.

Теплая голоценовая фаза современного макроцикла установилась 10—12 тыс. лет назад, и она рассматривается как начало межледниковья (Герасимов, Величко, 1984). Существенное изменение климата в умеренных и высоких широтах Евразии произошло около 12 тыс. л. н., что нашло выражение в сокращении площади перигляциальных ландшафтов и в возрождении бореальных лесов. Именно это время, согласно М. И. Нейштадту и Н. А. Стеклову (1982), является переходным от позднеледниковья к голоцену. Время, когда своеобразные перигляциальные ландшафты исчезли полностью, уступив место лесам, оценивается в 10 200—10 300 л. н. и большинством исследователей принимается за начало голоцена (табл. 1).

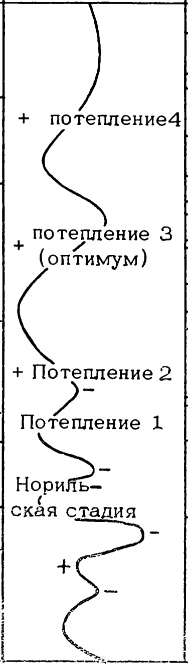
Данные геолого-геоморфологического, палинологического, изотопно-кислородного и других анализов выявляют в Евразии ритмичную смену условий осадконакопления, климата и растительного покрова, а радиоуглеродные датировки органических остатков увязывают основные события («волны тепла и холода») в течение всего голоцена. На севере Евразии выделяются три наиболее теплых этапа голоцена, совпадающих с тремя термическими максимумами глобального масштаба (Хотинский, 1981). Первое потепление фиксируется в конце раннего голоцена — в бореальное время (8500 л. н.). Два других приходятся на средний голоцен: атлантическое (5000 л. н.) и суббореальное (3500 л. н.) время. Потепление атлантического времени было наибольшим и известно под названием климатического оптимума голоцена. Допускается, что в некоторых районах Сибири климатический оптимум был более продолжительным по времени и охватывал не только атлантический, но и суббореальный и бореальный периоды. Более того, максимум потепления проявился в них не в атлантическое время, а в бореальное, т. е. 8500 л. н. (Хотинский, 1977).

По данным Н. В. Кинд (1974), в Сибири насчитывается не менее 4 голоценовых потеплений. Первая половина голоцена охватывает интервал времени от 10 300±100 до 4500±100 л. н. и включает три волны потепления, из которых последняя является оптимальной (Зубаков, Кинд, 1974). Вторая половина (с 4500±100 л. н.) характеризуется в целом прохладным климатом и одним слабым потеплением.

Нейштадт и Стеклов (1982) рекомендуют по правилам приоритета полностью восстановить подразделения голоцена по Блитту-Сернандеру: древний, ранний, средний, поздний голоцен; а также их периоды в первоначальном виде:

ТАБЛИЦА 1

Климатохронологические подразделения голоцена и радиоуглеродные датировки древесины и торфа в Северо-Сибирской низменности

Возраст тыс. лет назад	Антропоген		Климатохронологические подразделения (периоды)			Северо-Сибирская низменность (восточная часть)	Хроностратиграфические подразделения	
			Н.А. Хотинский, 1981	В.А. Зубаков, И.И. Борзенкова, 1983	Н.В. Кинд, 1974 Сибирь + тепло ↔ холод −	Датировки абсолютного возраста древесины (Д) и торфа (Т)	М.И. Нейштадт, Н.А. Стеклов, 1982	
							Периоды по Блитту–Сернандеру	Голоцен
1	Голоцен	Поздний	Субатлантический			Т 720±90 (МГУ-413) Д1865±40 (ГИН-820)	Субатлантический	Поздний (HL_4, Q_{IV}^4)
2			2.2	2.5		Д2175±200 (ИМ-672)	2.5	
3		Средний	Суббореальный		+ потепление4	Д3950±50 (ГИН-757)	Суббореальный	Средний (HL_3, Q_{IV}^3)
4			4.5	4.5		Д4660±30 (ГИН-728) Д5180±150 (ИМ-28)		
5			Атлантический			Т5495±80 (ИМ СОАН)	5.0	
6					+ потепление 3 (оптимум)	Т5860±60 (ИМ СОАН) Т5970±70 (ИМ СОАН)	Атлантический	
7						Т6695±80 (ИМ СОАН) Т7370±100 (ГИН-760)		
8		Ранний	8.0	7.8		Д7600±100 (ГИН-814)	8.0	Ранний (HL_2, Q_{IV}^2)
9			Бореальный 9.0	9.5	+ Потепление 2 −	Т9300±100 (ГИН-1322)	Бореальный	
10			Пребореал 10.3	10.2	Потепление 1	Т9410±70 (ГИН-1322а) Д10500±500 (ИМ-671)	10.0	
11	Плейстоцен	Поздний	Поздний дриас	10.9	− Норильская стадия		Субарктический	Древний (HL_1, Q_{IV}^1)
12			11.0 Аллерёд	11.8	− +	Д11700±300 оз. Таймыр		
13			12.0 Средний дриас 11.8–12.2		−		12.0 1. Поздний дриас 10.0-11.6 2. Аллерёд 11.6-11.8	

субатлантический, суббореальный, атлантический, бореальный и субарктический; последний — вместо некорректного «пребореал» (табл. 1).

Следует согласиться, что схема Блитта-Сернандера прошла испытание временем, удобна для глобальных и региональных построений. Хотя она была предложена для севера Западной Европы, ею пользуются для сравнения палеогеографических условий голоцена почти всех регионов Земли, в том числе и южного полушария (Зубаков, Борзенкова, 1983).

Колебания климата в голоцене и позднем плейстоцене довольно ярко проявились на Таймыре. Следы голоценового потепления выделяются прежде всего по довольно крупным скоплениям ископаемой древесины в современной зоне тундры и самым северным находкам ее на континенте Евразии.

Л. Д. Мирошников (1958) в свое время обобщил сведения геологов о находках крупных древесных остатков на Таймыре, среди которых были обнаружены пни и стволы лиственницы, березы и даже ели. Все древесные остатки были найдены в отложениях террас или на их поверхности. Стволы ели находились на западном побережье оз. Таймыр в озерных отложениях 25—30-метровой террасы на 74°30′ с. ш. Наиболее северные находки древесины (10 вертикально стоящих пней и 7 стволов лиственницы диаметром до 15 см) известны в 80—100 км южнее м. Челюскина (76°50′ с. ш.). Абсолютный возраст древесных остатков не определялся, что теоретически не исключает их более древний возраст, чем голоцен.

Для самых северных районов Таймыра в литературе, по данным А. П. Виноградова и А. Е. Гейнца, приводятся только две датировки абсолютного возраста (Гарутт, 1965). Одна радиоуглеродная датировка характеризует полуразрушенный труп мамонта (11 450±250), обнаруженный в северо-западной части Таймырского п-ва, на речке Мамонтовой в бассейне р. Шренк, другая — древесину (11 700±300 л. н.) из аккумулятивных отложений с северного побережья оз. Таймыр.

Одним из районов Таймыра, где количество ископаемой древесины поражает своим обилием и определяется значительным числом радиоуглеродных датировок, является восточная часть Северо-Сибирской низменности (бассейны рек Новая, Боганида, Большая Балахня). Еще А. Ф. Миддендорф (1867), вернувшись из путешествия по северу Сибири, констатировал, что в бассейне р. Новой «допотопное дерево» встречается чаще всего. Хотя за последние сто лет количество ископаемой древесины существенно сократилось под влиянием антропогенной деятельности (использование на топливо), до сих пор крупные древесные остатки можно найти на различных геоморфологических уровнях.

Важную палеоклиматическую информацию, кроме находок пней и стволов деревьев, дают пойменные и террасовые супесчано-суглинистые отложения с прослоями торфа и детрита, а также торфяники, обнаруженные в долинах рек и на водоразделах Восточного Таймыра. Практически все основные хроностратиграфические подразделения голоцена, обогащенные растительными остатками, имеют надежное радиоуглеродное обоснование и подверглись палинологическому изучению. Древесина и торф из голоценовых отложений относятся по радиоуглеродным датировкам (табл. 1) ко всем подразделениям голоцена: раннему (10 500±500), среднему (5970±70, 5180±150 и др.) и позднему (2175±200).

Следует заметить, что в восточной части Северо-Сибирской низменности обилие древесных остатков является отличительной чертой не только голоценовых, но и верхнеплейстоценовых (каргинских) отложений. Радиоуглеродные датировки древесины каргинского времени в урочище Ары-Мас колеблются в широких пределах от 46 200±2200 (ГИН-935) до 29 820±470 л. н. (ИМ СОАН). Мы уже проводили оценку позднекаргинских отложений с палеогеографических позиций (Белорусова, Украинцева, 1980). Палинологический анализ пограничного горизонта слоя «дров» (веток и стволов диаметром от 10 см с датировкой по C^{14} в 29 820±470 л. н.) и вышележащих отложений показал, что даже в предсартанскую фазу потепления, считаемую не самой оптимальной в каргинском межледниковье, бассейн р. Новой занимали редкостойные березово-лиственничные леса и болота. В наиболее благоприятных по увлажнению местах произрастали еловые леса. Пыльца ели сибирской *Picea obovata* доминирует среди пыльцы древесных пород в 5 образцах верхней части разреза, количество ее в древесно-кустарничковой группе составляет 16.8—24 %. Восточная часть Северо-Сибирской низменности была северным пределом таежной зоны в каргинское время и убежищем древесной растительности в основном лиственницы в сартанское похолодание. До начала сартанского похолодания (23 000 л. н.) дожила лиственница, ствол которой был найден на высоте 140 м южнее бухты Марии Прончищевой (Макеев, 1975). Таким образом, только точно датированный материал позволяет, с одной стороны, выявить одновозрастные, но пространственно разобщенные находки древесины и торфяников, а с другой — проследить динамику лесных границ с каргинского межледниковья (50 000—25 000 л. н.) до голоцена (10 000—12 000 л. н.) включительно.

Одна из самых ранних голоценовых находок древесины на Таймыре сделана одним из авторов летом 1978 г. в низовьях правого притока р. Новой при обследовании захоронения хатанского мамонта. Здесь на поверхности второй надпойменной террасы р. Большая Лесная Рассоха было обнаружено 7 пней лиственницы высотой 45—55 см в вертикальном положении. Шесть из них стояли на небольшом расстоянии друг от друга, а один — в отдалении 2 км. Пни находились на безлесной территории, занятой полигональными болотами (1) и мелкокочкарными ерниковыми пушицево-осоковыми тундрами (6).

Тем же летом была предпринята попытка откопать 2 из 6 пней, стоящих рядом. Вокруг каждого из них было снято более 50 см грунта, но корневой системы достигнуть не удалось (рис. 1). Общая высота одного пня вместе с откопанной подземной частью составила 98 см при диаметре ствола 12.5 см. Высота второго пня после раскопок достигла 1 м при диаметре 18 см.

Пень наибольших размеров был спилен. Нижняя часть спила, хорошо сохранившаяся в условиях вечной мерзлоты, была передана в Институт мерзлотоведения СО АН СССР г. Якутска В. В. Костюкевичу для радиоуглеродного датирования. По определению абсолютного возраста древесины пня по C^{14}, лиственница на второй надпойменной террасе произрастала 10 500±500 л. н. (ИМ-671), т. е. в переходное от позднего плейстоцена к голоцену время или в самом конце субарктического периода (табл. 1). Таким образом, обнаруженные в низовьях р. Большая Лесная Рассоха пни являются свидетелями самой ранней лесной фазы голоцена на Таймыре.

Эта редкая по абсолютной датировке находка древесины свидетельствует о том, что в раннем голоцене лиственничные леса на Таймыре продвинулись севернее современной границы леса и распространения древесной растительности вообще. Время произрастания лиственницы почти совпадает с первым потеплением голоцена, но немного опережает его. Если принять, что возраст древесины приходится на поздний дриас, то следует признать, что лиственницы в бассейне р. Новой спокойно пережили норильскую стадию сартанского похолодания (табл. 1).

В конце раннего голоцена выделяется второе потепление (Кинд, 1974). Оно фиксируется по торфянику на р. Малая Хета и датируется по C^{14} в 8500±±200 л. н. (ГИН-26). Согласно Н. А. Хотинскому (1981), торфяник Малой Хеты отражает лесную фазу и главный максимум ели в голоцене. Бореальный период, по его мнению, был наиболее теплым и влажным в Сибири.

Восточная часть Северо-Сибирской низменности (район р. Большая Балахня) обеспечена раннеголоценовыми радиоуглеродными датировками, полученными преимущественно по образцам торфа и реже древесины: 9410±70 (ГИН-1322а), 9300±100 (ГИН-1322), 9280±60 (ГИН-1451), 8030±100 л. н. (ГИН-776). Торфяники приурочены к западинам и озерным котловинам водораздельной поверхности высотой 60—80 м (Антропоген Таймыра, 1982).

По этим данным можно сделать заключение, что на Восточном Таймыре в течение почти 1000 лет накапливался торф и территория интенсивно заболачивалась. Не исключено, что термокарстовые процессы и саморазвитие лесных биоценозов способствовали разрастанию мохового покрова и увеличению площади болот, которые существовали наряду с лесными группировками.

Потепление среднего голоцена ни у кого сомнений не вызывает, а его масштабы оцениваются по-разному. Древесина и торфяники, датируемые временем

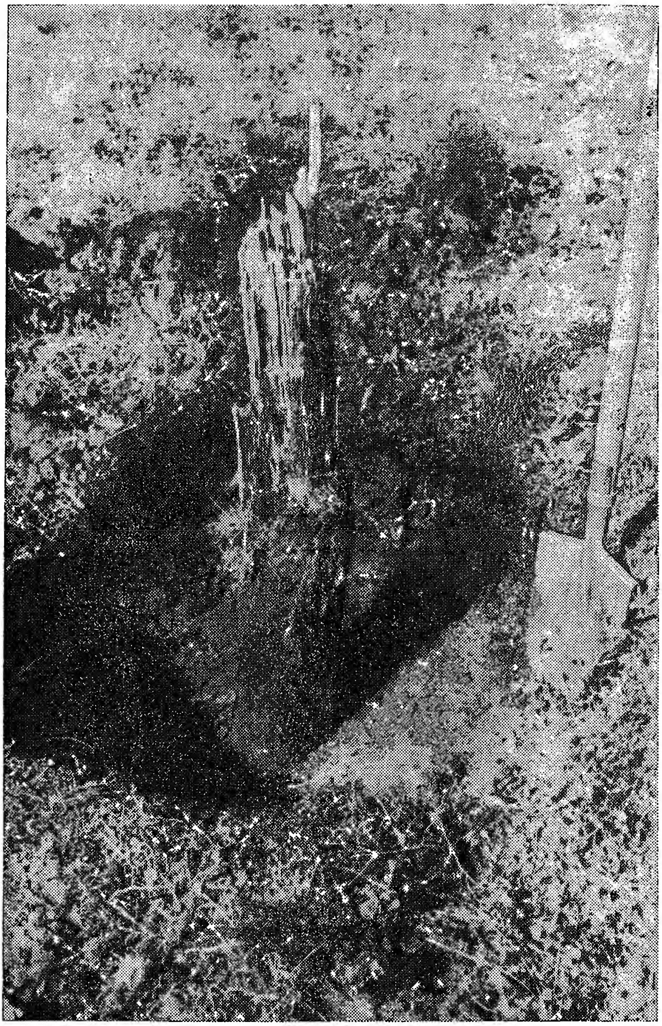


Рис. 1. Пень (часть ствола лиственницы) на второй надпойменной террасе р. Большая Лесная Рассоха. Датировка по C^{14} в 10 500 ±500 (ИМ-671).

климатического оптимума, встречаются в бассейнах рек Новой, Боганиды, Большой Балахни и др.

Уникальное скопление древесных остатков, известное более 100 лет, находится на песчаном пляже левого берега р. Новой в ее нижнем течении. Оно было обнаружено еще Миддендорфом (1867) и описано Л. Н. Тюлиной (1937). В 1972 г. мы провели полную инвентаризацию ископаемой древесины, насчитывающей 349 единиц (табл. 2). «Ископаемый лес Тюлиной» занимает площадь 340×15 м и состоит из 70 пней диаметром до 50 см, 22 стволов диаметром до 30 см, веток, 30 корневых систем диаметром до 50 см, 102 длинных (до 270 см) корня. Вертикально стоящие пни и комли находятся в полузахороненном и, по-видимому, естественном состоянии, но коры на них нет и древесина местами расщеплена (рис. 2). Абсолютный возраст по C^{14} одного из корней установлен в 5970 ±70 (ИМ СО АН СССР).

Весной и периодически летом ископаемый лес затапливается, но имеет удовлетворительную сохранность. Сравнивая его состояние с описанием Тюлиной, удивляешься не только его хорошей сохранности, но и неизменности положения за последние 40 лет. Удовлетворительное состояние древесины объясняется, вероятно, тем, что большую часть года она находится в условиях низких температур, а формирование современного пляжа и подмыв высокой поймы с ископаемой древесиной начались в геологическом исчислении сравни-

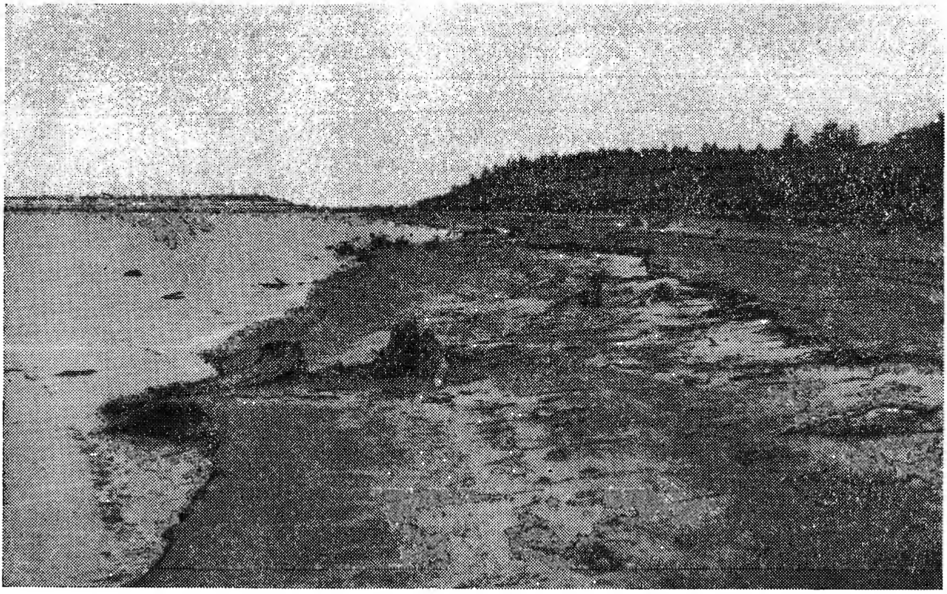


Рис. 2. Корни лиственницы на левобережье р. Новой (фрагмент «ископаемого леса Тюлиной»). Датировка по C^{14} в 5970±70 (ИМ СО АН СССР).

тельно недавно. В настоящее время лиственницы в окрестностях ископаемого леса Тюлиной растут, как правило, небольшими куртинами и их диаметр на уровне корневой шейки не превышает 7—10 см. В лесном урочище Ары-Мас диаметр лишь единичных деревьев достигает 20—30 см.

Севернее урочища Ары-Мас ископаемая древесина вскрывается в обнажении поймы р. Захаровой Рассохи — левого притока р. Новой (Культина и др., 1974). Горизонт древесных остатков мощностью 0.15 м образован стволами и пнями деревьев, корой, ветвями кустарников и перекрыт слоем торфа мощностью 0.55 м. Пни имеют хорошо сохранившиеся стержневые корни и мелкие корешки. Радиоуглеродный анализ корня лиственницы из обнажения определил его возраст в 5180±150 л. н. (ИМ-28).

Древесные остатки среднего голоцена были обнаружены как в пойме, так и на более высоких геоморфологических уровнях Восточного Таймыра. На р. Малая Балахня древесина, датируемая в 6580±100 (ГИН-1158), находилась на озерной террасе высотой 60 м (Антропоген Таймыра, 1982).

Интересную информацию о климатическом оптимуме голоцена дают ископаемые торфяники. Они выделяются в виде небольших (0.2—0.7 м) горизонтов торфа в отложениях поймы или торфяных залежей мощностью до 4 м на ровной поверхности водоразделов местного значения. Один из таких торфяников изучен нами в урочище Ары-Мас (верховье ручья Богатырь). Торфяник занимал небольшую плоскую депрессию на слабо дренированном междуречье. Поверхность его была разбита на бугры морозобойными трещинами, расширенными термокарстовыми, нивальными и эрозионными процессами. Торф в буграх высотой до 4 м лучше всего обнажается на склонах южной экспозиции. Видимая мощность торфа в буграх не превышает 2.5 м. Ископаемый торфяник Ары-Маса по всему разрезу характеризуется невысокой степенью разложения торфа: в нем можно выделить отдельные мхи, осоки, древесные ветки. По данным радиоуглеродного анализа торфяника урочища Ары-Мас, накопление торфа мощностью 2.1 м ограничивалось временем от 6695±80 до 5495±80 л. н. (ИМ СО АН СССР). Таким образом, формирование торфяной залежи продолжалось 1200 лет, средняя скорость накопления торфа составляла 1.5—1.6 мм в год (Белорусова, Украинцева, 1980).

Спорово-пыльцевой анализ образцов, отобранных из торфяной залежи голоцена, дает представление об основных этапах изменения климата и расти-

ТАБЛИЦА 2

Характеристика ископаемой древесины на левом берегу р. Новой («ископаемый лес Тюлиной»)

Диаметр ствола или корня (в см)	Вид остатков древесины						
	ствол с корнем	ствол без корня	пень (корень с частью ствола выше корневой шейки)	корень сложный без ствола	корень единичный	неопределенные остатки	ветки
5	—	—	—	3 (15)	18 (72)	49	7
5	—	2 (10)	—	2 (10)	34 (170)	38	3
10	2 (20)	6 (60)	7 (70)	1 (10)	27 (270)	16	—
15	—	3 (45)	11 (165)	2 (30)	17 (255)	9	—
20	2 (40)	4 (80)	12 (240)	9 (180)	5 (100)	1	—
25	2 (50)	—	15 (375)	3 (75)	1 (25)	—	—
30	2 (60)	1 (30)	10 (100)	3 (90)	—	—	—
35	—	—	8 (280)	2 (70)	—	—	—
40	—	—	3 (120)	3 (120)	—	—	—
45	—	—	2 (90)	1 (45)	—	—	—
50	—	—	2 (100)	1 (50)	—	—	—
Всего: 349	8	16	70	30	102	113	10
100 %	2	6	20	8	29	32	3

Примечание. Первые цифры — число древесных остатков указанного диаметра; в скобках дана максимальная длина ствола или корня (в см).

тельности в период его накопления. Улучшение климатических условий и распространение древесной растительности запечатлено в спектрах средней части торфяника. Фаза оптимальных климатических условий датируется временем 5860±60 л. н. Резко увеличивается количество пыльцы древесных пород, достигая максимума в спектре до 12 %. У деревьев доминирует пыльца *Larix* cf. *gmelinii* (6—12 %); постоянно, но в небольшом количестве присутствует пыльца *Picca obovata*. Для спектра средней части торфяника показательно общее уменьшение в группе кустарников и кустарничков пыльцы *Betula* sp. ex sect. *Nanae* (25 %) и увеличение в группе древесных пород *Betula alba* s. l. (до 7 %).

Палинологический анализ образцов торфа из обнажения на р. Захаровой Рассохе, подстилаемых горизонтом древесных остатков с возрастом по C^{14} в 5180±150 л. н. (ИМ-28), указывает на существование разреженных березово-лиственничных лесов с участием ели и смену их открытыми ландшафтами (тундровыми или болотными). В общем составе спектра, полученного из образца торфа с обильными древесными остатками, пыльца растений древесно-кустарниковой группы составляет 35, на пыльцу трав приходится 50 и на споры — 15 %. Любопытно, что среди травянистых растений доминирует пыльца осок (57), среди споровых — споры зеленых мхов (62 %). Такой большой процент осок и мхов, возможно, говорит не только о постепенном обводнении и заболачивании территории, но и об экологической совместимости лесных группировок и низинных болот.

В общем составе спорово-пыльцевых спектров, характеризующих вышележащие горизонты торфа, господствуют пыльца трав (15—16) и споры (27—71 %). Количество пыльцы древесно-кустарниковых растений уменьшается до 15—21 %. В составе пыльцы травянистых растений по-прежнему основное место занимают осоки (35—37), а среди спор доминируют зеленые мхи (52—91 %). В спектрах по всему разрезу присутствуют споры *Lycopodium appressum*, *L. annotinum* и *Equisetum* — растений-спутников бореальных лесов.

Палинологические спектры торфяников, содержащие большой процент пыльцы древесно-кустарниковой группы, свидетельствуют о потеплении среднего голоцена, но в целом отражают экологические условия болота, а не леса. Вероятно, как в современных таежных лесах Западно-Сибирской равнины, половину площади лесной зоны в Северо-Сибирской низменности занимали болотные массивы. Летнее протаивание грунтов приводило к переувлажнению территории, усилению термокарстовых процессов, расширению площади озер и болот. Верховые и низинные болота составляли неотъемлемую часть ландшафтов зоны лесов равнинного Таймыра.

Произрастание в высоких широтах древесной растительности и формирование верховых болот определяют, как известно, устойчивый период (не менее 60 дн) с температурой воздуха выше 10° и суммой активных температур более 300°. Отклонение июльской изотермы от современных значений составляло на Таймыре, судя по находкам древесины и данным палинологического анализа, не менее 8—10°, а средняя месячная температура самого теплого месяца достигала у м. Челюскина 10—12°. Аномально высокие летние температуры в сочетании с избыточным в течение вегетационного периода увлажнением благоприятствовали развитию лесных и болотных ландшафтов на Таймыре. В максимальную фазу потепления северная граница леса доходила до широты оз. Таймыр, а северный предел древесной растительности ограничивался побережьем континента.

Максимальная аномалия летних температур, по нашим расчетам, приходилась на восточную часть Таймыра, включая бассейн р. Новой и низовье р. Хатанги. Отклонение летних температур от современных значений было наибольшим в Арктике и Субарктике и обусловливалось географическим положением региона во внутриконтинентальном секторе, низменным рельефом, защищенностью от летних северных ветров горами Бырранга. В континентальном секторе хорошее развитие получили лиственничные леса, местами березовые, реже еловые. Ель обычно росла в березово-лиственничных лесах, в долинах рек, не образуя чистых ельников, так как она чувствительна к суровому континентальному климату и предъявляет высокие требования к атмосферному увлажнению.

В позднем голоцене климатические условия ухудшились. Хотя в верхнеголоценовых отложениях органических остатков встречается много, но это преимущественно растительный детрит, реже торф или древесина. Два образца с древесными остатками имеют радиоуглеродные датировки. Одна находка древесины сделана Л. Д. Сулержицким (Антропоген Таймыра, 1982) в бассейне р. Боганида, абсолютный возраст по C^{14} — 1865±40 л. н. (ГИН-820). Вторая находка в бассейне р. Новой датируется в 2175±200 л. н. (ИМ-72).

Древесные остатки из долины р. Новой находились в отложениях высокой (6 м) поймы р. Большая Лесная Рассоха и представлены мелкими ветвями кустарников и кустарничков. Палинологическое опробование образцов, содержащих древесные остатки, выявило обедненный спорово-пыльцевой спектр (единичные пыльца трав и споры мхов) и большое количество переотложенных форм. Эти данные говорят не столько о характере растительного покрова, сколько о перемыве отлагающихся осадков. По качественному анализу имеющихся на сегодняшний день материалов можно сказать, что во второй половине голоцена (около 4000 л. н.) произошла деградация леса, которая была вызвана как похолоданием, так и разрастанием мохового покрова в результате саморазвития лесных формаций.

Вопрос о динамике лесных границ под влиянием естественных и антропогенных факторов имеет принципиальное значение и обсуждается специалистами различного профиля на протяжении ряда лет.

В норильскую стадию сартанского похолодания (10 200—11 300 л. н.) растительные зоны были сдвинуты к югу на 100—300 км (Зубаков, Кинд, 1974). Максимальное продвижение границы леса на Таймыре оценивается в 500—600 км по сравнению с современным ее положением. Таким образом, размах смещения составлял почти 1000 км.

Если легко допустить быстрое и, может быть, катастрофическое отступление древесной растительности, вплоть до ее полного исчезновения, то восстановление лесов на огромной территории требует значительного времени. При большом масштабе смещения северная граница леса за первую половину климатического оптимума (т. е. за 2000 лет) должна была передвигаться со скоростью 500 м в год. Эта цифра нереальна для самосева даже без учета неизбежных в фазу потепления мало благоприятных по теплообеспеченности или влажности лет. По-видимому, амплитуда смещения древесной растительности в короткие фазы изменения климата голоцена и позднего плейстоцена была другой.

Обильные древесные остатки, датированные по C^{14} (табл. 1), позволяют предположить, что древесная растительность на Таймыре не исчезала полностью в короткие фазы похолодания раннего голоцена и позднего плейстоцена. Она сохранялась в виде небольших лесных массивов, которые служили своеобразными форпостами для продвижения лесов к северу в фазы потепления. Наиболее благоприятные условия для лесных убежищ в криохроны голоцена были на востоке Северо-Сибирской низменности, где в настоящее время находится самый северный в мире массив леса Ары-Мас (72°30′ с. ш.).

Не исключено, что отдельные группы деревьев пережили сартанское похолодание на востоке Таймыра. Во время полевых исследований авторами не обнаружены следы сартанского оледенения в восточной части Северо-Сибирской низменности и низовьях Хатанги. На ландшафтной карте эпохи максимального похолодания позднего плейстоцена (Герасимов, Величко, 1984) покровное оледенение в этом регионе также не показано.

Восточная часть Северо-Сибирской низменности была северным пределом распространения древесной растительности в стадии похолодания позднего плейстоцена и раннего голоцена, что обеспечивало смещение границы леса до северного побережья Таймыра.

ЛИТЕРАТУРА

Антропоген Таймыра. М.: Наука, 1982. 181 с. — *Ары-Мас.* Природные условия, флора и растительность. Л.: Наука, 1978. 192 с. — *Белорусова Ж. М., Украинцева В. В.* Палеогеография позднего плейстоцена и голоцена бассейна р. Новой на Таймыре. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 368—379. — *Гарутт В. Е.* Ископаемые слоны Сибири. — В кн.: Антропогеновый период в Арктике. М.: Недра, 1965, с. 106—130. — *Герасимов И. П., Величко А. А.* Комплексные палеогеографические атласы-монографии для антропогена и их прогностическое значение. — В кн.: Четвертичная геология и геоморфология. М.: Наука, 1984, с. 57—66. — *Заклинская Е. Д.* К вопросу о растительном покрове в эпоху жизни и гибели таймырского мамонта. — ДАН СССР, 1954, т. 98, № 3, с. 171—174. — *Зубаков В. А., Борзенкова И. И.* Палеоклиматы позднего кайнозоя. Л.: Гидрометеоиздат, 1983. 216 с. — *Зубаков В. А., Кинд Н. В.* Приенисейская Сибирь (поздний плейстоцен и голоцен). — В кн.: Геохронология СССР. Т. 3. Л.: Недра, 1974, с. 218—230. — *Кинд Н. В.* Геохронология позднего антропогена по изотопным данным. — Тр. ГИН АН СССР, 1974, вып. 257, с. 5—12. — *Культина В. В., Ловелиус Н. В., Костюкевич В. В.* Палинологическое и геохронологическое исследование голоценовых отложений в бассейне р. Новой на Таймыре. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 9, с. 1310—1317. — *Макеев В. М.* Геоморфология Северо-Восточного Таймыра: Автореф. дис. . . . канд. географ. наук. Л., 1975. 33 с. — *Миддендорф А. Ф.* Путешествие на север и восток Сибири. Ч. I, отд. IV. СПб, 1867, с. 236—240. — *Мирошников Л. Д.* Остатки древесной растительности на Таймырском полуострове. — Природа, 1958, № 2, с. 106—107. — *Нейштадт М. И., Стеклов Н. А.* О некоторых терминах голоцена и его подразделений. — В кн.: XI конгресс ИНКВА. М., 1982: Тез. докл., т. 3, с. 232—233. — *Тюлина Л. Н.* Лесная растительность Хатанского района у ее северного предела. — Тр. АНИИ, 1937, т. 63, с. 83—180. — *Украинцева В. В., Арсланов Х. А., Белорусова Ж. М., Боч М. С.* Растительность и природные условия бассейна р. Большой Лесной Рассохи в позднем плейстоцене (в связи с находкой мамонта). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1444—1453. — *Хотинский Н. А.* Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 198 с. — *Хотинский Н. А.* Следы прошлого ведут в будущее. М.: Мысль, 1981. 160 с.

Ленинградский государственный
педагогический институт,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 II 1986.

УДК 582.29 : 58.05/571.53 (54) Бот. журн., т. 72, № 5

Т. В. Макрый

ЛИШАЙНИКИ СТЕПНЫХ И СКАЛЬНО-СТЕПНЫХ ЭКОТОПОВ БАЙКАЛЬСКОГО ХРЕБТА

T. V. MAKRYI. THE LICHENS OF THE STEPPE AND ROCK-STEPPE ECOTOPES OF THE BAIKAL MOUNTAIN RANGE

Характеризуется лишайниковая флора степных и скально-степных экотопов Байкальского хребта, в которой выявлены 117 видов, относящихся к 55 родам и 25 семействам. Рассматриваются закономерности распределения лишайников и приуроченности их к различным типам субстратов. Отмечены некоторые специфические черты лихенофлоры, обусловленные своеобразием экологической обстановки степных экотопов, находящихся в зоне влияния акватории Байкала. Установлено, что только 48 видов (41 %) относятся к степному элементу, остальные принадлежат к различным элементам: арктоальпийскому — 24 вида (21 %), бореальному — 20 (17 %), монтанному — 11 (9 %), неморальному — 9 (8 %) и субтропическому — 5 (4 %). Показано, что в степных и скально-степных экотопах сохраняется большое число неморальных и субтропических видов лишайников, являющихся реликтами мезофильной лесной третичной флоры, в которой они выступали стволовыми эпифитами.

Уникальность байкальских степей — своеобразие степных ценозов, имеющих в своем составе большое число скальных видов и сниженных альпийцев, богатый генетически неоднородный состав степной флоры — постоянно привлекают внимание исследователей (Попов, 1957; Малышев, 1957, 1961, 1962; Пешкова, 1973, и др.). В лихенологическом отношении байкальские степи также представляют большой интерес. Выявленные в них виды лишайников дают богатый материал для познания генезиса флоры и растительности Прибайкалья.

В настоящем сообщении приводятся данные о составе и особенностях лихенофлоры степных и скально-степных экотопов Байкальского хребта. Материалом для исследования послужили сборы лишайников, произведенные автором в 1978—1979 гг.

Байкальский хребет простирается вдоль северо-западного побережья Байкала. Восточный склон хребта и северо-западное побережье Байкала, находящиеся в дождевой тени, наряду с маломорским побережьем и о. Ольхон характеризуются минимальным для Прибайкалья количеством осадков — 200—300 мм в год. Здесь широко распространены каменистые разнотравные степи — «маряны», которые развиваются на склонах южных экспозиций и мысах, образованных конусами выноса речек. Наиболее крупный степной массив находится на отрезке побережья между мысами Рытый и Саган-Морян. Он является северной оконечностью Ольхонского лесостепного острова. Степи здесь поднимаются почти до подгольцового пояса. В этом районе преобладают мезоксерофитные красочные разнотравные и разнотравно-злаковые луговые степи (по описанию Л. И. Малышева (1957), 1-й тип марян). Севернее мыса Саган-Морян до мыса Котельниковского степная растительность представлена пятнами на крутых каменистых склонах. Для этих степей характерно большое участие скальных видов, часто доминирует *Selaginella rupestris* (L.) Spring (2-й тип). На южном и северном отрезках побережья такие степи развиваются лишь на крутых каменистых участках по берегам Байкала и в верхних частях склонов.

На галечниках и каменистых участках конусов выноса на мысах Покойники, Большой и Малый Солонцовые, а также Заворотный распространены маряны, свойственные исключительно северо-западному побережью Байкала. Они сформировались под непосредственным охлаждающим влиянием акватории озера и характеризуются значительным участием скальных видов и хорошо развитым мохово-лишайниковым покровом с тундровыми лишайниками (3-й тип). В северной части побережья степная растительность распространена в узкой прибрежной полосе. Здесь развиваются бедные во флористическом отношении злаково-полынные, тимьяновые и бесстебельнолапчатковые степи (4-й тип).

Наиболее богатыми в отношении состава и разнообразия флоры лишайников, а также участия их в сложении ценозов являются степи южной части хребта и особенно мыса Рытого.

Всего в степных и скально-степных экотопах Байкальского хребта мы выявили 117 видов лишайников, относящихся к 55 родам и 25 семействам (см. таблицу).

Все лишайники, отмеченные в степях, относятся к нескольким эколого-субстратным группам: эпилиты, произрастающие на поверхности камней; эпифиты, поселяющиеся в степях на *S. rupestris*; эпифитореликвиты — лишайники растительных остатков, обитающие на сгнивших частях селягинеллы; эпигеиды — накипные и чешуйчатые лишайники, произрастающие непосредственно на обнаженной почве; субэпигеиды — кустистые и листоватые лишайники, произрастающие на примитивных почвах: на дресве, наносах мелкозема и моховой подушке. Многие виды лишайников в степных и скально-степных экотопах района переходят на не свойственные им субстраты. В результате в одной лишайниковой синузии вместе растут и сниженные арктоальпийские лишайники, и бореальные и неморальные эпифиты.

Состав каждой из названных групп генетически неоднороден, входящие в них виды относятся к разным эколого-зональным элементам и имеют различные ареалы и происхождение.

Около половины выявленных в степях лишайников (54 вида) является эпилитами. Из них 16 — монтанные виды и сниженные арктоальпийские лишайники с широкими голарктическими ареалами, которые в условиях Байкальского хребта часто идут по всему профилю гор. Среди них такие виды, как *Aspicilia cinerea*, *Lecanora cenisea*, *Rhizocarpon montagnei*, *Pertusaria lactea*, *Xanthoria elegans* и др. Несколько видов (*Hypogymnia bitteri*, *H. physodes*, *Parmelia sulcata*) — обычные бореальные лишайники, распространенные в лесах района исследования как эпифиты и нередко переходящие на камни в степных экотопах. Иногда в степях на камни переходит *P. olivacea*.

Следует указать, что на камнях непосредственно в степях отмечены такие редкие в районе неморальные виды, как *Cetraria komarovii* и *Parmelia glabratula*, а на каменных россыпях и скалах в окружении степи — субтропические виды *Coccocarpia cronia*, *Leptogium burnetiae*, *Pyxine sorediata* и неморальный *Ramalina pollinaria*. Все эти виды — третичные реликты, в центрах своих ареалов в тропиках и субтропиках они являются стволовыми эпифитами.

Основу же степной эпилитной флоры (30 видов) составляют лишайники степного элемента. Это такие виды, как *Rhizoplaca chrysoleuca*, *Parmelia tominii*, *P. conspersa*, *P. tinctina*, *P. taractica*, *Dimelaena oreina*, *Physcia caesia*, *P. phaea*, *Spilonema revertens*, *Lecanora frustulosa*, *L. valesiaca*, *Caloplaca caesiorufa*, *C. flavovirescens*, *Peltula euploca*, *Buellia badia*, *Aspicilia transbaicalica* и др. Первые 10 видов очень обычны и часто образуют однообразные синузии на мелком щебне. Большинство из приведенных лишайников широко распространено в горных, а также высокогорных криофитных степях. Ряд видов имеет широкие голарктические и выходящие за пределы Голарктики ареалы. Однако наряду с ними следует отметить лишайники с относительно узкими ареалами, это азиатские горно-степные виды — *Parmelia tominii*, *Aspicilia transbaicalica*, а также центрально-азиатские пустынно-степные виды — *Acarospora gobiensis*, *A. fulva*, *Sarcogyne picea*. Последние два вида широко распространены на территории Северного Китая и Монголии (Голубкова, 1983), а на территории СССР имеют пока лишь единичные местонахождения — самые северные: первый на мысе Онокачан, второй на мысе Рытый (Макрый, 1985).

Интересным лишайником, приуроченным в степях к скалам, является *Lasallia pertusa*, встречающийся в средних частях склонов вместе с *L. pensylvanica* и *Umbilicaria muehlenbergii*. Вид этот имеет палеотропико-азиатский ареал, который представлен тремя разрозненными участками; первые два из них — горы Южной Сибири, Монголии и Гималаи — находятся в пределах внетропической Азии, а последний — горы Эфиопии — в палеотропиках Африки (Голубкова, 1983). По своей экологии *Lasallia pertusa* — горно-степной лишайник, причем в Гималаях и в Эфиопии он обитает на высоте 3600—4300 м над ур. м. в высокогорных пустынно-степных экотопах. В условиях Южной Си-

Распределение лишайников степных экотопов по субстратам и встречаемость их вне степных экотопов

Вид	Степные экотопы					Леса	Высокогорья
	ЭЛ	ЭГ	СЭ	ЭФ	ЭР		
Endopyrenium hepaticum (Ach.) Koerb.	—	+	—	—	—	—	—
Endocarpon pusillum Hedw.	—	+	—	—	—	—	—
Microglaena muscorum (Fr.) Th. Fr.	—	+	—	—	+	—	—
Diploschistes scruposus (Schreb.) Norm.	+	+	—	—	—	+	—
Solorinella asteriscus Anzi	—	+	—	—	—	—	—
Heppia lutosa (Ach.) Nyl.	—	+	—	—	—	—	—
Peltula euploca (Ach.) Wetm.	+	—	—	—	—	—	—
Peltigera lepidophora (Nyl.) Vain.	—	+	+	—	—	СЭ	—
P. malacea (Ach.) Funck	—	+	+	—	—	СЭ	СЭ
P. mauritzii Gyeln.	+	+	+	—	—	СЭ	—
P. praetextata (Flk.) Vain.	—	+	+	—	—	СЭ	—
P. rufescens (Weis.) Humb.	—	+	+	—	—	СЭ	СЭ
Leptogium burnetiae Dodge	+	—	—	—	—	ЭЛ	—
Coccocarpia cronia (Tuck.) Vain.	+	—	—	—	—	—	—
Spilonema revertens Nyl.	+	—	—	—	—	ЭЛ	—
Pannaria hookeri (Borr.) Nyl.	+	—	—	—	—	—	ЭЛ
Lecidea garovaglii Schaer.	+	—	—	—	—	—	ЭЛ
Lecidella carpathica Koerb.	+	—	—	—	—	—	—
L. stigmatea (Ach.) Hertel et Leuckert	+	—	—	—	—	—	—
Psora decipiens (Hedw.) Hoffm.	—	+	—	—	—	—	ЭГ
P. pulcherrima (Vain.) Elenk.	+	—	—	—	—	—	—
Psorula rufonigra (Tuck.) G. Schneider	+	—	—	—	—		—
Rhizocarpon montagnei (Flot. ex Koerb.) Koerb.	+	—	—	—	—		—
Toninia coeruleonigricans (Lightfl.) Th. Fr.	—	+	—	—	—		—
T. tristis Th. Fr.	—	+	—	—	—	—	—
Haematomma ventosum (L.) Massal.	+	—	—	—	—	—	ЭЛ
Lecanora atrynea (Ach.) Röhl.	+	—	—	—	—	—	—
L. cenisea Ach.	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
L. epibryon Ach.	—	—	—	—	+	—	ЭР
L. frustulosa (Dicks.) Ach.	+	—	—	—	—	—	—
L. muralis (Schreb.) Rabenh. f. *argillicola* Malbr.	—	+	—	—	—	—	—
L. valesiaca (Müll. Arg.) Stizbgr.	+	—	—	—	—	—	—
Rhizoplaca chrysoleuca (Smith.) Zopf	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
R. melanophthalma (Ram.) Leuckert et Poelt	+	—	—	—	—	—	—
Squamarina lentigera (Web.) Poelt	—	+	—	—	—	—	—
Aspicilia cinerea (L.) Koerb.	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
A. transbaicalica Oxn.	+	—	—	—	—	—	—
Hypogymnia bitteri (Lynge) Ahti	+	—	—	+	—	ЭФ, ЭЛ	ЭФ
H. physodes (L.) Nyl.	+	—	—	+	—	ЭФ, ЭЛ	ЭФ
Asahinea chrysantha (Tuck.) W. Culb et C. Culb	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
A. scholanderi (Llano) C. Culb et W. Culb	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
Cetraria cucullata (Bellardi) Ach.	—	—	+	—	—	СЭ	СЭ
C. komarovii Elenk.	+	—	—	—	—	ЭЛ	—
C. laevigata Rassad.	—	—	+	—	—	СЭ	СЭ
C. nivalis (L.) Ach.	—	—	+	—	—	СЭ	СЭ
C. tilesii Ach.	—	—	+	—	—	—	СЭ
Parmelia caperata (L.) Ach.	+	—	—	+	—	ЭФ	—
P. conspersa (Ehrh.) Ach.	+	—	—	—	—	ЭЛ	—
P. glabratula (Lamy) Nyl.	+	—	—	—	—	ЭЛ	—
P. infumata Nyl.	+	—	—	—	—	ЭЛ	—
P. olivacea (L.) Ach.	+	—	—	—	—	ЭФ	—
P. omphalodes (L.) Ach.	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
P. predisjuncta Essl.	+	—	—	—	—	—	—
P. ruderata Vain.	—	—	—	+	—	ЭЛ	—
P. saxatilis (L.) Ach.	+	—	—	+	—	ЭЛ, ЭФ	ЭЛ
P. soredica Nyl.	+	—	—	+	—	ЭФ	—
P. sulcata Tayl.	+	—	—	+	—	ЭФ, ЭЛ	ЭФ
P. taractica Krempelh.	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
P. tinctina Mah. et Gill.	+	—	—	—	—	—	—
P. tominii Oxn.	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ

Продолжение

Вид	Степные экотопы					Леса	Высокогорья
	ЭЛ	ЭГ	СЭ	ЭФ	ЭР		
Parmelia vagans Nyl.	—	+	—	—	—	—	—
Alectoria ochroleuca (Hoffm.) Massal.	—	—	+	—	—	—	СЭ
Bryoria furcellata (Fr.) Brodo et D. Hawksw.	—	—	—	+	—	ЭФ	ЭФ
B. nadvornikiana (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.	—	—	—	+	—	ЭФ	—
B. nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.	—	—	—	+	—	—	СЭ
B. simplicior (Vain.) Brodo et D. Hawksw.	—	—	—	+	—	ЭФ	ЭФ
Cornicularia aculeata (Schreb.) Ach.	—	—	+	—	—	—	—
Evernia mesomorpha Nyl.	—	—	+	+	—	ЭФ	—
Usnea subfloridana Stirt.	—	—	—	+	—	ЭФ	—
Ramalina almquistii Vain.	—	—	+	—	—	—	—
R. dilacerata Hoffm.	—	—	—	+	—	ЭФ	—
R. pollinaria (Westr.) Ach.	+	—	—	—	—	—	—
Stereocaulon glareosum (Savicz) H. Magn. var. *brachyphylloides* Lamb	—	—	+	—	—	СЭ	—
S. paschale (L.) Hoffm.	—	—	+	—	—	СЭ	СЭ
Cladina rangiferina (L.) Harm.	—	—	+	—	—	СЭ	СЭ
Cladonia amaurocraea (Flk.) Schaer.	—	—	+	—	—	СЭ	СЭ
C. kanewskii Oxn.	—	—	+	—	—	СЭ	СЭ
C. phyllophora Hoffm.	—	—	+	—	—	СЭ	СЭ
C. pocillum (Ach.) O.-J. Rich.	—	—	+	—	—	СЭ	СЭ
Lasallia pensylvanica (Hoffm.) Llano	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
L. pertusa (Rassad.) Llano	+	—	—	—	—	—	—
Umbilicaria muehlenbergii (Ach.) Tuck.	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
Acarospora badiofusca (Nyl.) Th. Fr.	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
A. gobiensis H. Magn.	+	—	—	—	—	—	—
A. fulva Golubk.	+	—	—	—	—	—	—
A. oxytona (Ach.) Massal.	+	—	—	—	—	—	ЭЛ
A. schleicheri (Ach.) Massal.	—	+	—	—	—	—	—
Sarcogyne picea H. Magn.	+	—	—	—	—	—	—
S. privigna (Ach.) Anzi	+	—	—	—	—	—	—
Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold	—	—	—	—	+	—	ЭР
O. upsaliensis (L.) Massal.	—	—	—	—	+	—	ЭР
Pertusaria lactea (L.) Arnold	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
P. panyrga (Ach.) Massal.	—	—	—	—	+	—	ЭР
Candelaria concolor (Dicks.) Stein	—	—	—	+	—	—	—
Candelariella septentrionalis Hakul.	—	—	—	—	+	—	—
Caloplaca caesiorufa (Ach.) Flag.	+	—	—	—	—	—	—
C. flavovirescens (Wulf.) DT. et Sarnth.	+	—	—	—	—	—	—
C. jungermanniae (Vahl) Th. Fr.	—	—	—	—	+	—	—
C. saxicola (Hoffm.) Nordin	+	—	—	—	—	—	—
C. stillicidiorum (Vahl) Lynge	—	—	—	—	+	—	ЭР
C. viridirufa (Ach.) Zahlbr.	+	—	—	—	—	—	—
Fulgensia fulgens (Sw.) Elenk.	—	+	—	—	—	—	—
Xanthoria candelaria (L.) Arnold	—	—	—	+	—	ЭФ	—
X. elegans (Link) Th. Fr.	+	—	—	—	—	—	ЭЛ
Buellia badia (Fr.) Massal.	+	—	—	—	—	—	—
B. stigmatea (Ach.) Koerb.	+	—	—	—	—	—	—
Dimelaena oreina (Ach.) Norm.	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
Heterodermia speciosa (Wulf.) Trevis.	—	—	—	+	—	ЭФ	—
Phaeophyscia constipata (Norrl. et Nyl.) Moberg	—	—	+	—	—	СЭ	—
P. sciastra (Ach.) Moberg	+	—	—	—	—	—	ЭЛ
Phaeorrhiza sareptana (Tomin) Mayrhofer et Poelt	+	+	—	—	—	—	—
Physcia caesia (Hoffm.) Fürnr.	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
P. phaea (Tuck.) Thoms.	+	—	—	—	—	ЭЛ	ЭЛ
Physconia detersa (Nyl.) Poelt	—	—	—	+	—	ЭФ	—
P. muscigena (Ach.) Poelt	—	—	+	—	—	—	—
Pyxine sorediata (Fr.) Mont.	+	—	—	+	—	—	—
Rinodina archaea Arnold	—	—	—	—	+	ЭФ	ЭФ

Примечание. ЭЛ — эпилиты, ЭГ — эпигеиды, СЭ — субэпигеиды, ЭФ — эпифиты (в степях на селягинелле, в лесах на стволах деревьев), ЭР — эпифитореликвиты.

бири (Алтай, Прибайкалье, Забайкалье) этот вид, по нашим наблюдениям, приурочен исключительно к горным степям на южных склонах в пределах лесного и лесостепного поясов.

Разрозненный ареал *L. pertusa* и приуроченность к различным поясам гор в разных частях ареала — явное свидетельство древности вида и его реликтовой природы в пределах южносибирской части ареала. По-видимому, его следует рассматривать как реликт третичной горно-степной флоры, одновозрастный с мезофильной неморально-субтропической флорой. При этом надо отметить, что распространение вида четко совпадает именно с рефугиумами мезофильной лесной третичной флоры, но ни в коем случае не степной. Так, в наиболее сухих степных районах Юго-Западного и Юго-Восточного Забайкалья вид этот мы не обнаружили.

Флора напочвенных лишайников степей наиболее специфична и своеобразна — многие из характерных для нее видов не отмечены в других растительных поясах и ценозах. Самым обычным лишайником степей является *Parmelia vagans*, широко распространенный в степях как южной, так и северной частей хребта.

Группа эпигейных накипных и чешуйчатых лишайников включает всего 12 видов, это *Solorinella asteriscus*, *Endopyrenium hepaticum*, *Toninia tristis*, *T. coeruleonigricans*, *Psora decipiens*, *Squamarina lentigera*, *Fulgensia fulgens*, *Heppia lutosa*, *Acarospora schleicheri*, *Endocarpon pusillum*, *Phaeorrhiza sareptana*, *Lecanora muralis* f. *argillicola*. Характерно, что все эти виды относятся к степному элементу и почти все — облигатные кальцефилы, поэтому многие встречаются лишь в южной части хребта, особенно на мысе Рытом, где развиты карбонатные почвы.

Лишайники эти образуют различные по сочетанию группировки с преобладанием того или иного вида в осоково-злаково-разнотравных степях на мысе Рытом, не проявляя при этом каких-либо закономерностей. Л. И. Бредкина и Н. С. Голубкова (1977) также отмечают беспорядочное распределение лишайников эпигейных группировок в высокогорно-пустынных ценозах Восточного Памира.

Ряд видов, таких как *Acarospora schleicheri*, *Psora decipiens*, *Toninia coeruleonigricans*, *Endocarpon pusillum*, *Endopyrenium hepaticum* и другие, образует стойкий степной флористический комплекс, который заходит далеко на север. Эти и другие виды отмечены в составе эпигейных лишайниковых синузий как в североамериканских прериях (Looman, 1964), так и в реликтовых степных сообществах Якутии (Караваев, 1976; Афонина и др., 1980); они же характерны для степей Южной Сибири и Монголии.

Х. Х. Трасс (1965, 1970) указывает, что в Эстонии *Psora decipiens*, *Toninia coeruleonigricans*, *Endopyrenium hepaticum*, *Fulgensia fulgens*, *Squamarina lentigera* специфичны для альваров, где они обитают на карбонатных почвах в ксерофильных растительных сообществах. Первые два вида, по его наблюдениям, произрастают даже в арктической зоне — на Таймыре на известняковых скалах по р. Тарее.

Большинство видов рассматриваемой группы широко распространено на протяжении всей аридной зоны Евразии, Северной Америки и Северной Африки, а некоторые также в аридных областях южного полушария: в Капской области, на юге Южной Америки.

Из группы эпигейных лишайников следует отметить *Solorinella asteriscus*, относящийся к монотипному роду и известный ранее лишь по немногим местонахождениям в горных степях Южной и Средней Европы, а на Байкальском хребте собранный на мысе Рытом. Монотипность рода, его филогенетическая обособленность и принадлежность к тропическому семейству наряду со столь обширной дизъюнкцией в распространении (7000 км) и узкой экологической амплитудой — приуроченностью к степным экотопам и кальцефилией — позволяют думать также о реликтовой природе и древнем третичном возрасте *S. asteriscus* в условиях Прибайкалья.

Кроме приведенных выше более или менее узкоспецифичных видов, в степях на почве поселяются *Peltigera malacea*, *P. rufescens*, *P. praetextaia*, *P. lepidophora*, *Cladonia pocillum*, *Stereocaulon glareosum* var. *brachyphylloides*; некоторые из них тоже предпочитают карбонатные почвы. Часто эти лишайники произрастают со мхами *Bryum argenteum* Hedw. и др.

Огромный интерес в лихенологическом отношении представляют степные сообщества, образующиеся на крутых каменистых сильно обдуваемых склонах гор и на степных участках конусов выноса речек, в непосредственной близости от Байкала, где роль доминантов играют плаунки *Selaginella rupestris* и *S. sanguinolenta* (L.) Link. Селягинеллевые сообщества дают приют большому числу видов лишайников, относящихся к различным эколого-субстратным группам и различным географическим элементам. Объясняется это неоднородностью экологических условий в куртинах селягинеллы. Отмершие части этого растения представляют собой прекрасный субстрат как для эпифитов, так и для лишайников, поселяющихся на растительных остатках. Кроме того, на мелкоземе и дресве в селягинеллевых сообществах поселяются обычные напочвенные кустистые лишайники (субэпигеиды).

Группа эпифитных лишайников, обитающих в степях на *S. rupestris* и переходящих также на скалы, представлена 15 видами, причем все эти лишайники не характерны для степей, а являются в своих обычных местообитаниях стволовыми эпифитами. В условиях увлажняющего влияния акватории Байкала на прибрежную растительность селягинелла служит превосходным субстратом для большого числа эпифитных лишайников. В степях в селягинеллевых сообществах отмечены почти все кустистые и листоватые эпифиты, характерные для лиственничных лесов восточного склона Байкальского хребта. Это *Bryoria furcellata*, *B. nadvornikiana*, *B. simplicior*, *Evernia mesomorpha*, *Usnea subfloridana*, виды родов *Parmelia*, *Hypogymnia*, относящиеся к бореальному элементу и имеющие большей частью широкие голарктические ареалы.

Особого внимания среди эпифитов заслуживают лишайники неморального и субтропического элементов *Parmelia caperata*, *P. soredica*, *P. ruderata*, *Pyxine sorediata*, *Heterodermia speciosa*, *Physconia detersa* — виды с широкими плюрирегиональными ареалами, многие из которых распространены в тропиках. Все эти лишайники на Байкальском хребте встречаются редко, некоторые являются реликтами. Вид *Parmelia ruderata*, не приводившийся ранее для Сибири, был известен из Японии, Китая и о. Мадагаскар. Для *P. ruderata*, а также *P. soredica* и *P. caperata* степи выступают одним из основных экотопов (все они встречаются, кроме того, на скалах в степях).

Другую группу лишайников селягинеллевых сообществ составляют виды, поселяющиеся на наносах мелкозема и дресвы среди куртинок селягинеллы, — субэпигеиды. Здесь отмечены *Phaeophyscia constipata*, *Physconia muscigena*, *Alectoria ochroleuca*, *Bryoria nitidula*, *Ramalina almquistii*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. laevigata*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia kanewskii*, *C. amaurocraea* и др. В других степных сообществах эти лишайники не отмечены. По-видимому, селягинелла способствует закреплению лишайников, так как в ее плотных ковриках влияние ветра явно снижено, а также сглажены колебания температуры и влажности воздуха и почвы.

Первые два из приведенных видов характерны для криофитно-степных высокогорных сообществ, некоторые виды являются мезофильными бореальными, однако бóльшая часть лишайников этой группы — кустистые арктоальпийские виды. Часто на мысах в зоне охлаждающего влияния акватории Байкала они выступают доминантами напочвенного покрова и образуют своеобразные «тундрово-степные» сообщества. Эти же виды характерны для скально-степных группировок на каменистых участках в верхних частях склонов.

Всего в группе субэпигеидов отмечен 21 вид. Большинство из них широко распространено. Узкие азиатско-североамериканские (амфиберингийские) ареалы имеют лишь *Ramalina almquistii* и *Cladonia kanewskii*. Оба в условиях гор Южной Сибири имеют разрозненные реликтовые местонахождения, и лишь в условиях Прибайкалья они сохраняют довольно высокую ценотическую активность.

Последняя группа — лишайники растительных остатков — включает 12 видов, поселяющихся на отмерших мхах и селягинелле. В основном это накипные лишайники — *Ochrolechia upsaliensis*, *Pertusaria panyrga*, *Rinodina archaea*, *Caloplaca jungermanniae*, *C. stillicidiorum*, *Lecanora epibryon*, *Candelariella* *septentrionalis*. Два вида (*Candelaria concolor* и *Xanthoria candelaria*) имеют мелколистоватое слоевище. Почти все виды данной группы относятся к арктоальпийскому элементу. Они широко распространены в высокогорьях, а в степях встречаются в непосредственной близости от Байкала. *Ochrolechia androgyna* обычна в скально-степных экотопах.

Rinodina archaea — бореальный лишайник (гипарктомонтанный), широко распространенный в лесах в качестве эпифита. *Candelaria concolor* и *Xanthoria candelaria* — ксерофилизованные представители неморальной флоры, широко распространенные в Голарктике в разных зонах и поясах гор в качестве как эпифитов, так и эпилитов. На Байкальском хребте, кроме степных экотопов, они отмечены в долинах рек на скалах, а последние — и на стволах деревьев.

Анализ лихенофлоры степей показывает, что она очень неоднородна и наполовину состоит из не специфичных для степей видов, чуждых степям. Только 48 видов (41 % от всего числа) экологически, ценотически и генетически связаны со степями и относятся к степному элементу. Остальные же виды являются в степях случайными или довольно обычными, но не связанными непосредственно со степными ценозами. Они относятся к разным географическим элементам. Так, в степных и скально-степных экотопах отмечено большое количество арктоальпийских лишайников (сниженных альпийцев) — 24 вида (21 %), бореальных — 20 видов (17 %), меньше монтанных — 11 видов (9 %), неморальных — 9 видов (8 %) и даже субтропических — 5 видов (4 %).

Виды собственно степные, как правило, не ограничены лишь степными экотопами, а распространены на Байкальском хребте значительно шире: встречаются и в высокогорьях, и в лесном поясе. Степями ограничены лишь 34 вида, 11 из которых связаны исключительно со степными ценозами, это — эпигейные лишайники.

Богатый неоднородный состав лихенофлоры степей обусловлен прежде всего тем, что степи на Байкальском хребте занимают ограниченные участки, окружены лесом, часто почти контактируют с высокогорной растительностью и, наконец, тем, что развиваются в узкой полосе побережья Байкала, что способствует большой пестроте микроусловий и часто необычному сочетанию экологических факторов.

Особый интерес представляет наличие в степной флоре целого ряда неморальных и субтропических видов лишайников, являющихся реликтами мезофильной лесной третичной флоры, в которой они выступали стволовыми эпифитами. Многие из них в настоящее время в лесах не встречаются, а приурочены лишь к степным и скально-степным экотопам.

Переход мезофильных растений на сухие освещенные местообитания в более северных по отношению к основной зоне их распространения широтах — явление нередкое. Так, Л. В. Бардунов (1966) указывает, что в Восточном Забайкалье целый ряд неморальных эпифитных мхов «ярко выраженных мезофитов» встречается подчас на очень сухих скалах в степном или почти степном окружении, нередко на скалах южной экспозиции. Г. А. Пешкова (1972) приводит ряд неморальных растений, которые в Забайкалье — в Даурии на северо-западной и северной границах ареала — селятся исключительно на теплых крутых юго-западных и южных степных склонах, тогда как в Северо-Восточном Китае и на Дальнем Востоке встречаются в дубовых лесах, по долинам рек, в зарослях долинных кустарников.

Явление перехода мезофильных видов в более ксеротические хорошо освещаемые местообитания связано с тем, что виды эти за пределами основного своего ареала в экстремальных условиях испытывают большой дефицит тепла и компенсируют его за счет радиационной тепловой энергии.

Благодаря высокой прозрачности атмосферы и вследствие этого большим показателям прямой радиации величины суммарной радиации в котловине Байкала в среднем на 10—15 % выше, чем в других равноширотных районах СССР, причем южные степные склоны Байкальского и Приморского хребтов получают прямой радиации значительно больше, чем другие районы. Кроме особого радиационного режима, сохранению неморальных и субтропических реликтов в степных и скально-степных экотопах способствуют увлажняющее влияние акватории Байкала (за счет туманов, повышающих локально влажность воздуха в прибрежных частях склонов), а также его общее воздействие на побережье, проявляющееся в увеличении продолжительности безморозного периода (до 100—120 против 60—80 дн вдали от побережья) и в уменьшении минимальных температур.

Большое число реликтовых видов в лихенофлоре степных и скально-степных экотопов Байкальского хребта дает основание рассматривать эти экотопы в качестве рефугиума третичной флоры лишайников Прибайкалья.

ЛИТЕРАТУРА

Афонина О. М., *Бредкина Л. И.*, *Макарова И. И.* Распределение лишайников и мхов в лесостепных ландшафтах в среднем течении р. Индигирки. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 1, с. 66—82. — *Бардунов Л. В.* Восточное Забайкалье в бриогеографическом отношении (восточноазиатские и восточноазиатско-североамериканские виды мхов у западной границы ареала). — Изв. СО АН СССР, 1966. Сер. биол., вып. 2, с. 84—89. — *Бредкина Л. И.*, *Голубкова Н. С.* Синузии эпигейных лишайников Восточного Памира. — Нов. сист. низш. раст., 1977, т. 14, с. 163—172. — *Голубкова Н. С.* Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Караваев М. Н.* О составе синузий напочвенных лишайников в реликтовых степных сообществах Якутии. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 7, с. 956—961. — *Макрый Т. В.* Редкие и новые для Азии и СССР лишайники из Прибайкалья. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 11, с. 1406—1410. — *Малышев Л. И.* К познанию степной растительности побережий Северного Байкала. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 9, с. 1383—1388. — *Малышев Л. И.* Растительность южной и средней частей западного побережья Байкала. — Изв. СО АН СССР, 1961. Сер. биол., вып. 1, с. 92—105. — *Малышев Л. И.* Ботанико-географическое районирование побережий Северного Байкала. — Тр. Вост.-Сиб. биол. ин-та СО АН СССР, Иркутск, 1962, вып. 1, с. 3—13. — *Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 207 с. — *Пешкова Г. А.* О степной флоре острова Ольхон и средней части западного побережья озера Байкал. — Изв. СО АН СССР, 1973. Сер. биол., вып. 1, с. 15—20. — *Попов М. Г.* Скальная и степная флоры западного побережья Байкала. — Тр. Байкал. лимнол. станции АН СССР, 1957, т. 15, с. 408—426. — *Трасс Х. Х.* Лишайники альваров Эстонии. — В кн.: Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1965, с. 199—202. — *Трасс Х. Х.* Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии. — Учен. зап. Тартус. ун-та: Тр. по бот., т. 9. Тарту, 1970, с. 5—233. — *Looman J.* The distribution of some lichen communities in the prairie provinces and adjacent parts of the Great plains. — The Bryologist, 1964, vol. 67, N 2, p. 209—224.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 23 IV 1986.

УДК 582.29 (571.15)

Бот. журн., т. 72, № 5

Н. В. Седельникова

ЛИШАЙНИКИ ГОРНО-СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ АЛТАЯ

N. V. SEDELNIKOVA. THE LICHENS OF THE MOUNTAIN-STEPPE PHYTOCOENOSES OF ALTAI MOUNTAINS

По горно-степным фитоценозам Алтая сделано более 200 геоботанических описаний. Видовой состав их лихенофлоры — 147 видов, относящихся к 40 родам и 18 семействам. Предпринята попытка оценить роль лишайниковых синузий в горно-степных растительных сообществах. Рассмотрены связи между синузиями лишайников и высших растений.

Горные степи по существу представляют собой собирательную группу типов растительности. Различаются два варианта горных степей: низкогорно-среднегорные, занимающие нижнюю часть профиля гор и находящиеся в контакте с зональными степями равнин, и степи, занимающие пояса-изоляты, отграниченные нестепными поясами.

Степи Алтая приурочены к межгорным котловинам и склонам южных экспозиций, их образно называют «степными островами».

В последние десятилетия антропогенная нагрузка на растительность степей значительно возросла. Об этом говорят увеличение площадей пастбищ, интенсивность их использования. Такая нагрузка приводит к изменению видового состава степных фитоценозов, что в полной мере относится и к лишайниковой растительности.

Степи Алтая располагаются на высотах до 1900 м над ур. м. С севера на юг и с запада на восток повышаются как нижняя, так и верхняя границы их распространения. Так, в Юго-Восточном Алтае Курайская степь лежит на высотах 1500—1800 м над ур. м. Здесь наиболее четко прослеживаются общие закономерности распределения степной растительности, ясно выражено сочетание лиственничных лесов (из *Larix sibirica*) с формациями горных степей.

Нужно сказать, что изучение степной лихенофлоры Алтая, для которой до наших исследований было известно не более 10 видов, начато нами в 1967 г. в Турочакском р-не, затем продолжено в 1981 г. в Кош-Агачском и в 1983—1984 гг. — Шебалинском, Усть-Коксинском и Улаганском районах. Горностепные участки изучали в самых различных местообитаниях: на скалистых обрывах, крутых каменистых склонах, на выходах известняков и т. д.

На общие закономерности распределения степной лишайниковой растительности, обусловленные рельефом, как и на высшую растительность, накладывает отпечаток характер почвообразующих пород, большое значение имеют исторические факторы.

К рыхлым подвижным песчаным и супесчаным почвам, развивающимся на продуктах разрушения кварцитов, приурочены караганово-ковыльные степи с напочвенными лишайниками *Cornicularia steppae* Savicz, *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm., *C. furcata* (Huds.) Schrad. На почвах тяжелого механического состава, появляющихся на делювии глинистых сланцев, распространены тимьяниковые, холоднополынные, полынно-осоковые, мятликовые и тонконоговые степи с широко развивающимся кочующим лишайником *Parmelia vagans* Nyl. На карбонатных породах, дающих обычно начало карбонатным почвам, преобладают ковыльные и типчаковые мелкотравные степи со своеобразным комплексом кальцефильных лишайников: в нижнем микроярусе — это эпигейные накипные *Psora decipiens* (Hedw.) Hoffm., *Toninia coeruleonigricans* (Lightfl.) Th. Fr., в верхнем — эпигейные кустистые *Cladonia pocillum* (Ach.) O.-J. Rich., *C. symphycarpa* (Ach.) Fr.

Степи межгорных котловин изолированы друг от друга. Растительность их пестра и подчинена закономерностям вертикальной поясности. В качестве примера можно привести растительность Чуйской степи. Нижние надпойменные террасы, приозерные депрессии заняты формацией чиевых и волоснецовых сообществ, высокие надпойменные террасы покрывают можжевельниковые каменистые степи (*Juniperus sabina*), родственные, по-видимому, среднеазиатским степным арчевникам, а также тонконоговые и холоднополынные степи. Выше располагаются ковыльные степи.

По горно-степным сообществам Алтая сделано более 200 описаний. Несмотря на довольно большое разнообразие степных формаций и пестроту экологических условий, лихенофлора их довольно однообразна и сравнительно бедна как по составу видов, так и биоморф. В результате исследований для них установлены 147 видов из 40 родов и 18 семейств (см. таблицу).

Из ведущих родов по числу видов нужно отметить следующие: *Aspicilia* (15 видов), *Acarospora* (14), *Lecanora* (13), *Caloplaca* (11), *Parmelia* (10).

Распространенные в горно-степных сообществах щебнистые почвы, наличие большого количества каменистого субстрата, резкие смены температур, сильные ветры способствуют преобладающему развитию накипных эпилитов с жизненными формами ареолированного и диморфного слоевища (59 видов, около 41 %), устойчивых к иссушению и переохлаждению. Общее число накипных лишайников, в том числе эпигейных, эпифлеодных и эпифитореликвитных, составляет 86 видов (58.5 %). На втором месте лишайники с жизненными формами чешуйчатого и листоватого слоевища (48 видов, 33 %), среди которых чешуйчатые распространены гораздо шире. Кустистое слоевище отмечено у 8 видов эпигейных лишайников (около 5.5 %) и у 4 видов эпилитов (около 3 %).

Наибольшего разнообразия лихенофлора горных степей достигает в петрофитных вариантах на выходах горных пород, на поверхностях скал, валунов, на курумнике, щебне и особенно на участках, где горные степи граничат с лесными и высокогорными растительными сообществами и происходит взаимное

Соотношение семейств в лихенофлоре степных сообществ
по числу видов и родов

Место во флоре по числу видов	Семейство	Число видов		Число родов
		абсолютное	процент от общего числа видов	
1	*Lecideaceae*	22	15.0	8
2	*Teloschistaceae*	19	12.9	4
3	*Lecanoraceae*	18	12.2	3
4—5	*Acarosporaceae*	15	10.2	2
4—5	*Aspiciliaceae*	15	10.2	1
6	*Parmeliaceae*	13	8.8	2
7	*Physciaceae*	11	7.5	5
8	*Verrucariaceae*	9	6.2	4
9	*Cladoniaceae*	5	3.4	1
10—13	*Lichinaceae*	3	2.0	2
10—13	*Collemataceae*	3	2.0	1
10—13	*Umbilicariaceae*	3	2.0	1
10—13	*Ramalinaceae*	3	2.0	1
14—15	*Candelariaceae*	2	1.4	1
14—15	*Thelotremataceae*	2	1.4	1
16—18	*Heppiaceae*	2	1.4	1
16—18	*Usneaceae*	1	0.7	1
16—18	*Stereocaulaceae*	1	0.7	1
	Всего	147	100	40

проникновение видов. Взаимным обменом видами между поясами можно объяснить тот факт, что, кроме ксерофитов, которые преобладают во флоре горных степей, иногда определенная роль принадлежит и видам из других экологических групп, например мезофитам, психрофитам и криофитам. По отношению к субстрату в горно-степных сообществах представлены 4 экологические группы лишайников: эпилитная, эпигейная, эпифитная и эпифитореликвитная, отсутствуют эпиксильная и эпибриофитная группы. При полном преобладании эпилитов (около 80 %) эпигейные лишайники составляют около 15 %, эпифиты отмечаются лишь на кустарниках — караганах и можжевельнике (около 5 %) — и совсем незначительно (около 3 %) на растительных остатках цветковых растений представлены эпифитореликвиты.

За основу классификации степной растительности Алтая взят принцип, разработанный Е. М. Лавренко (1940) для степной растительности СССР, а также использована классификация А. В. Куминовой (1960). Рассматриваются 2 подтипа степных сообществ: опустыненные степи и настоящие степи. Подтип луговых степей, широко распространенных на Алтае, не изучали, так как лишайники в них отсутствуют.

Под опустыненными степями, вслед за Куминовой (1960), мы понимаем наиболее ксерофильный вариант степной растительности, распространенный в условиях пологих склонов или плакорных местообитаний, характеризующийся слабой сомкнутостью наземного покрова, сниженной ролью злаков и развитием накипных эпигейных лишайников. Эти степи имеют на Алтае ограниченное распространение, не выходя за пределы Кош-Агачского и Онгудайского районов.

Среди различных вариантов опустыненных степей интерес представляют осоковые с *Carex duriuscula* C. A. Mey. степи, занимающие сглаженные плоскости моренных отложений. Почвы светло-каштановые супесчаные или суглинистые, на 7—10 % покрыты щебенкой. Общее проективное покрытие данных фитоценозов составляет 25—40 %, из которых на долю эдификатора *Carex duriuscula* приходится до 30 %. Несмотря на нестабильность степных фитоценозов во времени, выражающуюся в смене их цветовых аспектов, что ни в коей мере не относится к лишайниковому компоненту, видовая насыщенность цветковых в анализируемых сообществах обычно не превышает 20 видов, а лишайников — 25 видов на площади 100 м^2. Кроме доминанта, единичными экземплярами встречаются *Stipa glareosa*, *Potentilla bifurca*, *Oxytropis pumila*, представители рода *Astragalus*. Для травостоя характерны отсутствие сомкнутости надземных частей, незначительная высота (в среднем до 10 см), распластанные формы побегов. В осоковых фитоценозах отмечено развитие накипных эпигейных лишайников, формирующих синузию с доминантом *Phaeorrhiza sareptana* (Tomin) Mayerhofer et Poelt. Постоянными видами синузии являются *Bacidia muscorum* (Ach.) Mudd, *Toninia tabacina* Flag., *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. со встречаемостью до 60 %. Анализ связей по степени покрытия между доминантами у цветковых и лишайников выявил независимые распределения, а по отношению к экологическим условиям (по признаку присутствия-отсутствия вида) показал положительную сопряженность (r=0.32). Кроме эпигейных накипных, пятнами встречаются кустистые лишайники *Stereocaulon glareosum* (Savicz) H. Magn., *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm.

В пределах Чуйской котловины на надпойменных террасах р. Чуи в условиях временного избыточного увлажнения и концентрации легкорастворимых солей в верхних горизонтах формируются чиевые солончаковые сообщества, которые, вслед за Куминовой (1960), мы относим к опустыненным степям. Почвы здесь бурые солончаковые, на глубине около 3 м залегают грунтовые воды. Доминантом в этих фитоценозах являются раскидистые кусты *Achnatherum splendens*, достигающие высоты 1.5 м. Чий — азиатское растение, широко распространенное в Центральной Азии. Постоянными видами чиевых сообществ являются *Caragana spinosa*, *Carex duriuscula*, *Stipa glareosa*, *Artemisia frigida*, *Potentilla bifurca*. На карагане *Caragana spinosa* отмечена синузия из листоватых лишайников *Xanthoria candelaria* (L.) Arnold, *Parmelia sulcata* Tayl., *Cetraria pinastri* (Scop.) S. Gray, *Physcia aipolia* (Ehrh.) Fürnr., дающая покрытие до 30 % поверхности ствола и встречаемость (на пробных площадках 20×20 см) не ниже 70 %. Доминирует в синузии *Xanthoria candelaria*. Синузию эпигейных накипных лишайников в чиевых фитоценозах формируют *Bacidia muscorum*, *Rinodina mucronatula* H. Magn., *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., *Caloplaca geophila* Räs. с доминированием *Bacidia muscorum*. Покрытие описанной синузии достигает 25 % поверхности почвы (иногда некоторые из указанных видов переходят на растительные остатки цветковых растений), а встречаемость в среднем составляет 70 %.

К опустыненным степям условно отнесены можжевельниковые каменистые степи, распространенные по склонам вблизи рек Джосатор и Чуи в Кош-Агачском р-не. Доминирует в сообществах *Juniperus sabina*, растущий в указанных местообитаниях на маломощных каштановых почвах с выходами на поверхность коренных пород. Кроме основного вида, в кустарниковом ярусе постоянны *Berberis sibirica*, *Lonicera microphylla*, составляющие вместе с доминантом верхний ярус высотой до 40 см. Средний ярус высотой 6—8 см слагает разнотравье из *Potentilla acaulis*, *P. bifurca*, *Aster alpinus*, *Carex duriuscula*, *Orostachys spinosa*, *Dianthus versicolor*, дающее покрытие до 20 %. Синузия эпигейных кустистых лишайников из *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm., *C. squamosa* (Scop.) Hoffm. формирует нижний ярус высотой 2—3 см. Покрытие этой синузии при встречаемости 80 % не превышает 20 %. В данных сообществах отмечен микроярус из накипных напочвенных лишайников, слагающих синузию *Diploschistes scruposus* (Schreb.) Norm., *Bacidia muscorum* (Ach.) Mudd, *Phaeorrhiza nimbosa* (Fr.) Mayerhofer et Poelt, которая иногда покрывает до 30 % поверхности почвы в местах, где слабо представлены верхние ярусы. В кустарниковом ярусе на стволах *Juniperus sabina* развивается синузия листоватых лишайников из *Cetraria juniperina* (L.) Ach., *Physcia stellaris* (L.) Nyl., *Parmelia sulcata* с доминантом *Cetraria juniperina*, имеющим покрытие 15—20, а встречаемость — до 90 %. На каменистых пятнах, занимающих до 30 % площади сообществ и обусловливающих чрезвычайную неоднородность микрорельефа, отмечены синузии эпилитных лишайников, формирующих два микрояруса: первый — из накипных, второй — из листоватых эпилитов. В синузии накипных лишайников из *Aspicilia cinerea* (L.) Koerb., *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC., *Porpidia flavocoerulescens* (Hornem.) Hertel et Schwab., *Lecanora polytropa* (Ehrh.) Rabenh., *Acarospora badiofusca* (Nyl.) Th. Fr. доминирует *Aspicilia cinerea* с покрытием до 20 % и встречаемостью 70 %. В синузии листоватых эпилитов из *Parmelia taractica* Krempelh., *P. conspersa* (Ehrh.) Ach., *Xanthoria elegans* (Link)

Th. Fr., *Parmelia omphalodes* (L.) Ach., *Umbilicaria decussata* (Vill.) Zahlbr. доминирует *Parmelia taractica* с покрытием до 30 % и средней встречаемостью 80 %.

Настоящие степи наиболее распространены на территории Алтая среди других подтипов степных сообществ, занимая плакорные местоположения, нижние части и шлейфы склонов. Крутые склоны покрывают петрофитные варианты настоящих степей. Настоящие степи на Алтае представлены тремя основными группами формаций: мелкодерновинными злаковыми степями, крупнодерновинными (ковыльными) и каменистыми степями.

Мелкодерновинные настоящие степи распространены в Центральном и Юго-Восточном Алтае, причем если в Центральном они встречаются по пологим склонам и шлейфам гор южной экспозиции, то в Юго-Восточном Алтае располагаются у подножья хребтов или в межгорных впадинах на довольно больших высотах. Почва каштановая, большей частью щебнистая и маломощная. Задернованность почвы в среднем составляет 15—20 %. Эдификаторами из цветковых в мелкодерновинных степных сообществах служат *Koeleria cristata*, *Festuca valesiaca*, *Poa botryoides*, *Agropyron cristatum*. Общее покрытие в ценозах может достигать 80 % с покрытием травостоя до 60 %. Четко выражена двуярусность. В верхнем ярусе постоянны *Koeleria cristata*, *Poa botryoides*, *Stipa glareosa*, *Agropyron cristatum*, *Potentilla acaulis*, *Artemisia frigida*, *Carex duriuscula*. Нижний ярус слагает синузия кочующего листоватого лишайника *Parmelia vagans* Nyl., дающего покрытие до 30 % с встречаемостью до 90 %. Анализ связей между видами синузии травянистых растений и *Parmelia vagans* по признаку присутствия-отсутствия вида показал положительную сопряженность (r=0.41), по признаку покрытия между доминирующими видами отмечена слабая отрицательная (r=—0.23) связь.

Видовое разнообразие мелкодерновинных степей обогащается за счет накипных и листоватых эпилитов, поселяющихся на щебне. Это *Acarospora gobiensis* H. Magn., *A. fuscata* (Röhl.) Arnold, *A. badiofusca*, *Lecanora intricata*, *L. frustulosa*, *Dimelaena oreina* (Ach.) Norm., *Parmelia taractica*, *P. tominii*, *Rhizoplaca*, *chrysoleuca*, *R. melanophthalma* (Ram.) Leuckert et Poelt и др. В данных сообществах были встречены кочующие аспицилии: *Aspicilia vagans* Oxn., *A. fruticulosa* (Eversm.) Flag., *A. esculenta* (Pall.) Flag. — лишайники-ксерофиты, тяготеющие в своем распространении к аридным областям.

Интересны в видовом отношении типчаковые (*Festuca valesiaca*) мелкодерновинные степи, распространенные по карбонатным породам. Основной фон растительности в данных сообществах составляют из цветковых *Festuca valesiaca* и *Carex duriuscula*. Лишайниковая синузия образована напочвенными кустистыми видами кладоний — *Cladonia pocillum* и *C. symphycarpa*, обнаруживающими положительную сопряженность по признаку присутствия-отсутствия с видами травянистых растений. По покрытию наблюдается отрицательная сопряженность между видами *Cladonia pocillum* и *Festuca valesiaca* (r=—0.34), *Cladonia pocillum* и *Carex duriuscula* (r=—0.32), *Cladonia symphycarpa* и *Festuca valesiaca* (r=—0.31), *Cladonia symphycarpa* и *Carex duriuscula* (r=—0.33). Между видами кладоний коэффициент сопряженности по степени покрытия составил —0.35. Нижний микроярус в мелкодерновинных типчаковых степях слагает синузия кальцефильных видов с жизненной формой чешуйчатого слоевища из *Psora decipiens*, *Toninia coeruleonigricans*, *Phaeorrhiza nimbosa*, *Fulgensia fulgens* с доминированием первого вида. Очень своеобразны и интересны виды лишайников на карбонатном щебне, а также на наносах почвы в расщелинах карбонатных скал, выходящих на дневную поверхность. Это *Chrysopsora testacea* (Hoffm.) Choisy, *Psora lurida* (Dill.) DC., *Toninia tabacina* Flag., виды калоплак, обнаруживающие в своем расселении связи со Средиземноморьем.

Среди всех степных сообществ крупнодерновинные настоящие степи наиболее бедны видами лишайников. В горных районах Алтая эти сообщества располагаются по шлейфам южных склонов или на небольших сглаженных участках южных горных склонов. Эдификаторами крупнодерновинных настоящих степей являются в основном ковыли *Stipa capillata*, *S. pennata*, *S. sibirica*, а также пырей *Agropyron cristatum*, типчак *Festuca valesiaca* и некоторые другие. Ценозообразователи настоящих степей распределяются по площади довольно равномерно, формируя верхний ярус высотой до 50—70 см. К ним примешиваются в небольшом обилии *Potentilla bifurca*, *Carex pediformis*, *Veronica incana*, *Artemisia glauca*, а в более щебнистых местообитаниях — *Allium nutans*. Средняя высота травостоя 35 см с покрытием 80 % при средней встречаемости 90 %. В нижнем ярусе синузию образуют эпигейные лишайники *Parmelia vagans* Nyl. и *Cornicularia steppae* Savicz с покрытием до 20—25 % и встречаемостью 100 %. Постоянно присутствие в данных фитоценозах *Cladonia pyxidata* (L.) Fr. и *C. furcata* (Huds.) Schrad., имеющих незначительное обилие — до 1 %.

На щебне зарегистрированы 11 видов лишайников-эпилитов, основными из которых являются *Dimelaena oreina*, *Lecanora frustulosa*, *Aspicilia desertorum* (Krempelh.) Mereschk., *Acarospora cervina* Massal., *Parmelia taractica*, *P. tominii* Oxn.

В настоящих степях роль лишайников самая незначительная, по-видимому, вследствие того, что они не выдерживают конкуренции с дерновинными злаками.

Наиболее богатое видовое разнообразие лишайников отмечено в петрофитных вариантах степных сообществ. Преимущественного развития здесь достигают ксеропетрофиты, а наибольшее разнообразие можно объяснить микрокомплексностью местообитаний в каменистых вариантах степей.

В зависимости от каменистой почвы общее покрытие фитоценозов колеблется от 40 до 80 %. Каменистые пятна и щебень могут занимать до 50 % поверхности почвы. Данные фитоценозы характеризуются двух-, трехъярусностью.

В караганниковых каменистых степях, определяющими видами которых являются карагана карликовая *Caragana pygmaea* и карагана алтайская *C. altaica*, четко выражены три яруса: кустарниковый, травянистый и лишайниковый из напочвенных лишайников *Parmelia vagans* и *Cornicularia steppae*.

В кустарниковом ярусе, имеющем высоту 40—60 см, на стволе и ветвях караган вначале развивается синузия накипных эпифлеодных лишайников с покрытием до 20 % и средней встречаемостью 60 %. Ее представляют *Lecidella euphorea* (Flk.) Hertel, *Caloplaca holocarpa* (Hoffm.) Wade, *Candelariella vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg., *Rinodina exigua* (Ach.) S. Gray. В ходе сукцессий развивается синузия из листоватых лишайников, которую формируют *Physcia stellaris* (L.) Nyl., *Xanthoria candelaria*, *Parmelia sulcata*, *Cetraria pinastri*.

Основу среднего яруса, достигающего высоты 20 см, слагают дерновинные злаки *Koeleria cristata*, *Poa stepposa*, *P. attenuata*, *Stipa capillata*. Кроме злаков, постоянными видами синузии травянистых растений являются *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Aster alpinus*, *Veronica incana*, дающие небольшое обилие.

Покрытие синузии из *Parmelia vagans* и *Cornicularia steppae*, формирующих нижний ярус, может достигать 40 %. Анализ связей между представителями рода *Caragana* и доминирующими видами лишайников нижнего яруса по степени покрытия показал отрицательную сопряженность. Остальные виды, входящие в синузии, имеют неравномерное распределение по площади фитоценоза, что отражает сложную специфику условий местообитаний.

Интересна растительность каменистых пятен (размер площадок 20×20 см), на которых формируются синузии накипных и листоватых лишайников. На начальных стадиях разрушения поверхностного слоя каменистого субстрата он заселяется накипными эпилитами, дающими покрытие 40—50 % при встречаемости 70—80 %. Доминирует в синузии *Dimelaena oreina*. Постоянными видами являются *Lecanora frustulosa*, *L. valesiaca* Stiz., *Aspicilia cinerea*, *Lecanora intricata*, *Acarospora badiofusca*, *Rhizocarpon disporum* (Naeg.) Müll. Arg. В ходе сукцессий каменистые пятна заселяются синузией листоватых эпилитов, покрывающей до 60 % поверхности. Доминируют в синузии *Parmelia taractica*, *P. tominii*. Постоянными видами являются *Rhizoplaca chrysoleuca*, *Lasallia rossica* Dombr., *Xanthoria elegans*.

При дальнейшем разрушении каменистых пятен с появлением трещин на поверхности скал появляется синузия фотофильных рамалин, имеющая покрытие до 30 %. Синузию формируют *Ramalina strepsilis* (Ach.) Zahlbr., *R. polymorpha* (Ach.) Nyl., имеющие встречаемость 70 %.

Таким образом, в петрофитных вариантах степных сообществ наряду с синузией напочвенных кустистых лишайников большая фитоценотическая роль принадлежит эпилитным лишайникам каменистых пятен, синузии которых но мере накопления мелкозема и дальнейшего развития процесса почвообразования теряют значение в структуре фитоценозов.

Следует отметить, что степные сообщества Алтая испытывают значительную антропогенную нагрузку. В связи с этим теряется значение злаков, которые вытесняются представителями родов *Carex*, *Artemisia*, *Potentilla*. Разрастание степных корневищных осок и угнетенное состояние злаковых компонентов объясняются чрезвычайно интенсивным выпасом скота. Меняется облик степей и в отношении лишайниковой растительности. Выпадают лишайники из родов *Psora*, *Toninia*, *Phaeorrhiza*.

Ареалогический анализ многих видов лишайников степных фитоценозов характеризуется не сплошными ареалами в Голарктике, а разобщенными дизъюнкциями участками, которые тянутся от Западной Европы, Кавказа и Средней Азии до Восточной Азии, Монголии и Китая.

Впервые для СССР отмечен эпигейный лишайник *Peltula zabolotnoji* (Elenk.) Golubk., найденный в Курайской степи Кош-Агачского р-на, известный до последнего времени из Монголии и Китая.

Районами Центральной Азии ограничено распространение *Lecidea hedinii*, *Squamarina usbekica*, *Peccania terricola* H. Magn., *Aspicilia transbaicalica* Oxn., *Acarospora gobiensis*, *A. sarcogynoides* H. Magn. и некоторых других, растущих как в низкогорных степных сообществах, так и поднимающихся по южным склонам до высокогорий.

Велика роль в горно-степных фитоценозах Алтая *Parmelia tominii* и *Lecanora valesiaca*, ограничивающих свое расселение в Голарктике Азией.

Дизъюнктивными ареалами характеризуются *Endopyrenium desertorum* (Tomin) Dzur., *Aspicilia desertorum*, *A. vagans*, *Pyrenodesmia paulsenii* (Vain.) Oxn., распространение которых связано в основном с аридными условиями самых южных районов Голарктики.

Рассеянное распространение в ксеротических условиях Голарктики, тесно связанное со Средиземноморьем, имеют *Psora lurida*, *Peltula euploca* Ach., *Toninia candida* (Web.) Th. Fr., *Aspicilia esculenta*, *A. fruticulosa* и ряд других лишайников.

ЛИТЕРАТУРА

Агаханянц О. Е. Аридные горы СССР. М.: Мысль, 1981. 270 с. — *Камелин Р. В.* Флористический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 355 с. — *Куминова А. В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во РИО СО АН СССР, 1960. 450 с. — *Лавренко Е. М.* Степи СССР. — В кн.: Растительность СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 1—265.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 17 XII 1985.

УДК 576.312.37 : 582 : 582.717 (57)

Бот. журн., т. 72, № 5

П. Г. Жукова, В. В. Петровский

КАРИОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SAXIFRAGA* (*SAXIFRAGACEAE*) ИЗ СЕВЕРНОЙ АЗИИ

P. G. ZHUKOVA, V. V. PETROVSKY. KARYOTAXONOMIC STUDY OF SOME SPECIES OF THE GENUS *SAXIFRAGA* (*SAXIFRAGACEAE*) FROM NORTHERN ASIA

Излагаются результаты кариотаксономического изучения 30 видов рода *Saxifraga* из арктических и субарктических районов Азии. Обсуждается таксономия ряда критических видов и отдельных хромосомных рас. Впервые публикуется число хромосом для эндемика северо-восточной Азии — *S. lactea* — $2n=28$.

За довольно длительный период исследований, проводившихся во многих арктических и субарктических районах СССР, авторами были накоплены значительные материалы по кариологии и таксономии большой серии видов рода

Saxifraga L. в основном из северной Якутии и Чукотки. В связи с выходом в свет новейшей критической обработки арктических представителей рода *Saxifraga* в «Арктической флоре СССР» (Ребристая, 1984) представилась возможность проанализировать и обобщить собранные нами данные на основе этой последней сводки. Все обсуждаемые ниже виды рода *Saxifraga* наблюдались авторами в природе в их естественном состоянии; у 240 образцов были определены числа хромосом. Эти образцы и соответствующие цитологические препараты хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Наиболее интенсивно исследовались критические и малоизвестные таксоны, которым в основном и посвящены помещенные ниже комментарии.

S. aestivalis. Сибирский монтанный вид, прежде более известный под названием *S. punctata* (см. Ребристая, 1984). Этот таксон нередко включается в состав агрегатного вида *S. nelsoniana* вместе с близкородственным *S. porsildiana*. Сейчас макроморфологические признаки азиатских популяций последнего вида достаточно хорошо изучены и практическое разграничение растений *S. porsildiana* и *S. nelsoniana* s. str., как правило, не встречает затруднений. В то же время отличить растения *S. aestivalis* от *S. nelsoniana* в районах, где их ареалы перекрываются или соприкасаются, бывает сложно. По этой причине северная и восточная границы распространения *S. aestivalis* до сих пор недостаточно выяснены. Уточнению этих границ, несомненно, может способствовать широкое кариотаксономическое изучение популяций *S. aestivalis*. Очень немногочисленные определения числа хромосом у этого вида позволяют предполагать, что в норме оно составляет 2n=28 или 2n=30. Нам представляется, что эти числа вполне соответствуют современному статусу *S. aestivalis* — сравнительно древнего горного вида, сформировавшегося в высокогорьях Центральной Азии, а затем распространившегося к северу и востоку, где отдельные его расы впоследствии обособились в самостоятельные виды, к числу которых следует отнести прежде всего *S. nelsoniana* и *S. porsildiana*. Большое многообразие форм *S. aestivalis* свидетельствует о продолжающемся процессе формообразования. Не исключено, что в этом процессе имеет место и морфологическая перестройка генома. Иначе трудно объяснить существование у близкородственных *S. aestivalis* видов растений с 2n=56, 2n=60 и 2n=84 (см. ниже).

S. arctolitoralis. Арктический литоральный вид, до недавнего времени отождествлявшийся с амфиатлантическим *S. rivularis* L. Это нашло отражение и в наших публикациях (Жукова, 1968; Жукова, Тихонова, 1971, 1973). По сути дела *S. arctolitoralis* является тетраплоидной галофильной расой, производной от диплоидного *S. hyperborea*. Разграничение этих двух таксонов в природе и в гербариях часто связано с известными затруднениями. Стабильность числа хромосом у *S. hyperborea* s. str. и *S. arctolitoralis* дает основание считать этот признак диагностическим для разделения этих двух видов.

S. calycina. Все исследованные нами образцы имеют 2n=24 и относятся к типичной форме *S. calycina* s. str. В этой связи следует особо указать на необоснованность перенесения наших данных для *S. calycina* к другому виду — *S. unalaschkensis* Sterhb., как это сделано в «Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora» (A. Löve, D. Löve, 1975). Настоящий *S. unalaschkensis* нами не исследовался. Возможно, именно этому виду принадлежит число 2n=52, подсчитанное A. Johnson и J. Packer (1968) у растения, собранного на западе Аляски и определенного ими как *S. davurica* subsp. *grandipetala*.

S. cernua. Циркумполярный арктоальпийский вид, по-видимому, генетически изолированный от родственных ему *S. radiata* и *S. sibirica*. Подобно многим другим клональным комплексам, существующим благодаря размножению посредством ложного живорождения, *S. cernua* включает целую серию полиплоидных форм, механизм возникновения которых остается невыясненным.

S. davurica. Все исследованные нами образцы этого вида ранее определялись как *S. grandipetala* (Engl. et Irmsh.) Losinsk. В связи с идентичностью *S. davurica* и *S. grandipetala* (Ребристая, 1984) за таксоном закреплен более ранний эпитет. Повторный просмотр цитологических препаратов показал, что у исследованных нами образцов отмечается только 2n=20. Число 2n=18 ранее было подсчитано на некачественном препарате (Жукова, Тихонова, 1971). По-видимому, по такой же причине число 2n=18 приводится для этого вида другими

Числа хромосом у исследованных видов рода *Saxifraga*

Вид, номер образца	2n	Район сбора образца
Saxifraga aestivalis Fisch. et Mey. 76-37K	30	Сев.-Вост. Якутия, р. Иньяли
S. arctolitoralis Jurtz. et Petrovsky 71-17	≈48	О. Врангеля, бух. Сомнительная
65-195	52	То же
79-84	52	» »
СГ-75-235	52	Зап. Чукотка, пос. Раучуа
68-09K	52	То же, Чаунская губа — берег
69-45K	52	Вост. Чукотка, пос. Урелики
70-160Y	52	То же, мыс Леймин
72-162	52	» » пос. Лаврентия
77-07TP	52	» » оз. Иони
S. bracteata D. Don 69-46PL	26	» » о. Колючин
76-121K	26	» » о. Аракамчечен
70-58PL	26	» » пос. Нунлигран
S. cespitosa L. 65-70	80	О. Врангеля, бух. Сомнительная
79-113	80	То же
S. calycina Sternb. 68-59	24	Центр. Чукотка, оз. Эльгыгытгын
67-70K	24	Анюйское нагорье, р. Ергувеем
73-83	24	То же, р. Б. Кепервеем
78-83	24	» » р. Люпвеем
70-18PL	24	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
71-07PL	24	Чукотское нагорье, хр. Искатень
S. cernua L. 77-262	24, 72	Южн. Чукотка, хр. Пекульнейский
68-19	26, 48	Анадырское нагорье, р. Комариная
СГ-67-29	48	Чукоткое нагорье, р. Амгуэма
СГ-67-31	48	То же
72-268	48	Вост. Чукотка, р. Чегитунь
68-66	48	Зап. Чукотка, пос. Апапельхино
66-07	48—50	Анюйское нагорье, пос. Билибино
68-28K	52	Зап. Чукотка, р. Наглёйнгывеем
74-289T	52	То же, пос. Раучуа
70-149	52	О. Врангеля, р. Неожиданная
77-33	56	Вост. Чукотка, р. Гильмимливеем
67-79K	56	Анюйское нагорье, р. Ергувеем
69-27	≈56	О. Врангеля, бух. Сомнительная
67-98K	≈60	Анюйское нагорье, р. Ергувеем
76-24	60	То же, р. Лельвергыргын
71-361	62	О. Врангеля, бух. Сомнительная
70-29	70	То же, бух. Роджерс
65-356	70	Чукотское нагорье, р. Куэквунь
S. eschscholtzii Sternb. 65-394	12	То же, мыс Шмидта
66-72	12	Анюйское нагорье, пос. Билибино
S. foliolosa R. Br. 71-16C	40	Вост. Чукотка, пос. Конергино
72-37PL	48	То же, пос. Лорино
69-19PL	56	» » р. Ионивеем
70-42PL	56	» » оз. Аччен
77-290	56	Южн. Чукотка, хр. Пекульнейский
77-335	56	То же
65-227	56	О. Врангеля, бух. Сомнительная
74-123T	56	Анюйское нагорье, р. Алярмагтын
S. funstonii (Small) Fedde 67-120K	28	То же, р. Ергувеем
СГ-72-719	≈48	» » р. Медвежка
78-61	48	» » р. Люпвеем
76-22	48—52	» » р. Лельвергыргын
73-29	66	» » оз. Илирней
71-77PL	≈80	Чукотское нагорье, хр. Искатень
70-59K	≈90	Сев. Якутия, пос. Тикси
74-57C	92	Южн. Чукотка, пос. Беринговский
67-109	≈100	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
69-07PL	≈100	То же, пос. Провидения
70-232	>100	О. Врангеля, р. Мамонтовая
65-125	>100	То же, бух. Сомнительная
71-356	>100	» » » »
70-23	>100	» » бух. Роджерс
70-248	108	» » » »
69-92	112	» » р. Хищников
S. davurica Willd. 77-01	20	Анюйское нагорье, р. Кикуквеем
74-32	20	То же, р. Янрамнкваам

Продолжение

Вид, номер образца		2n	Район сбора образца
S. davurica Willd.	74-47C	20	Южн. Чукотка, пос. Беринговский
	77-28	20	То же, хр. Рарыткин
	69-12PL	20	Вост. Чукотка, р. Ионивеем
	70-123Y	20	То же, оз. Коолень
	72-12PL	20	» » пос. Лорино
	72-97	20	» » р. Гильмимливеем
	78-11K	20	Чукотское нагорье, р. Ильмынейвеем
	71-19C	20	То же, хр. Искатень
	71-69PL	20	» » » »
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	74-60T	≈100	Анюйское нагорье, р. Алярмагтын
	76-77K	≈100	Вост. Чукотка, пос. Янракыннот
	64-117	>100	О. Врангеля, гора Тундровая
	70-63K	>100	Сев. Якутия, пос. Тикси
	74-27M	>100	То же, р. Шандрин
	76-53	≈120	Анюйское нагорье, р. Лельвергыргын
	69-42K	≈120	Вост. Чукотка, пос. Провидения
S. hieracifolia subsp. *longifolia* (Engl. et Irmsh.) Jurtz. et Petrovsky	72-265	56	То же, р. Чегитунь
	65-392	56	Чукотское нагорье, мыс Шмидта
	66-107	56	То же, р. Куэквунь
	67-63	63	» » р. Амгуэма
	71-36PL	>100	» » хр. Искатень
	77-09TP	>100	Вост. Чукотка, р. Ионивеем
	74-10TP	≈110	То же, мыс Краузе
	71-23PL	≈110	Чукотское нагорье, хр. Искатень
	70-60T	≈120	То же, р. Амгуэма
S. hirculus L.	74-42C	16	Южн. Чукотка, пос. Беринговский
	68-51K	32	Центр. Чукотка, оз. Эльгыгытгын
	76-27	32	Анюйское нагорье, р. Лельвергыргын
	78-104	32	То же, р. Люпвеем
	67-88K	32	» » р. Ергувеем
	75-167	32	Сев.-вост. Якутия, р. Сугун
	79-166	32	О. Врангеля, р. Гусиная
	65-67	32	То же, бух. Сомнительная
S. hyperborea R. Br.	71-16	26	» » » »
	71-06	26	» » бух. Роджерс
	70-144	26	» » р. Неожиданная
	70-145	26	То же
	69-101	26	» » р. Хищников
	75-67	26	Сев.-вост. Якутия, хр. Улахан-Чистай
	75-72	26	То же
	СГ-75-1625	26	» » с. Петушки
	СГ-65-239	26	Вост. Чукотка, пос. Эгвекинот
	72-264	26	То же, р. Чегитунь
	72-47PL	26	» » бух. Пуотен
	76-79K	26	» » пос. Янракыннот
	76-50	26	Анюйское нагорье, р. Лельвергыргын
	77-03	26	То же, р. Кикуквеем
	СГ-77-57	26	» » р. Канеливеем
	68-27K	26	» » р. Наглейнгывеем
	65-386	26	Чукотское нагорье, р. Кувет
	71-30PL	26	То же, хр. Искатень
	71-60PL	26	» » » »
	67-156K	26	» » » »
	67-150K	26	» » » »
	77-05	26	Южн. Чукотка, хр. Рарыткин
	77-32	26	То же
	С-78-107	26	» » р. Ильмынейвеем
	74-54C	26	» » пос. Беринговский
	С-79-3374	26	П-ов Ямал, р. Тиутей
S. lactea Turcz.	СГ-84-2299	28	Сев. Якутия, с. Чекуровка
S. merkii Fisch. ex Sternb.	65-446	26	Колымское нагорье, пос. Карамкен
	74-02C	26	Южн. Чукотка, пос. Беринговский
S. monticola (Small) Fedde	70-156	≈48	О. Врангеля, р. Неожиданная
	79-208	52	То же, р. Гусиная
	79-127a	52	» » » »
	С-79-2048	52	» » бух. Сомнительная

Продолжение

Вид, номер образца		2n	Район сбора образца
S. multiflora Ledeb.	75-119	26	Сев.-вост. Якутия, р. Тихон-Юрях
	75-307	26	То же, пос. Усть-Нера
S. nelsoniana D. Don	69-121K	56	Камчатка, оз. Ажабачье
	70-10T	≈60	Чукотское нагорье, р. Амгуэма
	72-15	60	Анадырское нагорье, р. Мечкерева
	66-142	64	Чукотское нагорье, р. Куэквунь
	69-56	>70	О. Врангеля, р. Гусиная
	74-57M	>70	Сев.-вост. Якутия, хр. Улахан-Тас
	67-210K	≈80	Колымское нагорье, пос. Хасын
	71-21PL	≈80	Чукотское нагорье, хр. Искатень
	69-22PL	≈80	Вост. Чукотка, р. Ионивеем
	69-21PL	80	То же
	69-03PL	80	» » пос. Провидения
	69-40PL	80	» » о. Колючин
	69-62K	80	» » мыс Чаплин
	70-02PL	80	» » пос. Нунлигран
	72-11PL	80	» » пос. Лорино
	72-254	80	» » р. Чегитунь
	72-266	80	То же
	74-33C	80	Южн. Чукотка, пос. Беринговский
	67-60	80	Чукотское нагорье, р. Амгуэма
	70-25T	80	То же
	70-26T	80	» »
	71-38PL	80	» » хр. Искатень
	76-55	80	Анюйское нагорье, р. Лельвергыргын
	73-55	80	То же, оз. Илирней
	68-68	80	Зап. Чукотка, пос. Апапельгино
	68-47	80	Анадырское нагорье, р. Комариная
	71-43	80	О. Врангеля, бух. Сомнительная
	79-95	80	То же
	70-15	80	» » бух. Роджерс
	75-130	80	Сев.-вост. Якутия, пос. Индигирский
	78-118	84	То же, р. Сухарная
	70-73K	84	Сев. Якутия, пос. Тикси
	78-93	84	Анюйское нагорье, р. Люпвеем
S. nivalis L.	74-78T	60	То же, р. Алярмагтын
	76-19K	60	Сев.-вост. Якутия, р. Иньяли
	65-119	60	О. Врангеля, гора Тундровая
	65-155	60	То же
	65-355	60	Чукотское нагорье, р. Куэквунь
	72-12	60	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
S. nudicaulis D. Don	69-32K	40	То же, пос. Провидения
	70-08PL	40	» » пос. Нунлигран
	70-22PL	40	» »
	70-173Y	40	» » пос. Пинакуль
	72-164	40	» » хр. Тенианый
	СГ-72-725	40	Окр. г. Магадана
S. oppositifolia L.	78-92	52	Анюйское нагорье, р. Люпвеем
	74-91TP	52	Вост. Чукотка, мыс Краузе
	65-63	52	О. Врангеля, бух. Сомнительная
	С-79-2046	52	То же
	79-119a	52	» » р. Красный Флаг
	70-169	52	» » р. Гусиная
	79-197	52	То же
	79-198	52	» »
S. platysepala (Trautv.) Tolm.	65-71	32	» » бух. Сомнительная
	65-124	32	» » гора Тундровая
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovský	74-34C	30	Южн. Чукотка, пос. Беринговский
	77-30	30	То же, хр. Рарыткин
	77-02	30	» » » »
	69-61K	30	Вост. Чукотка, мыс Чаплин
	70-12PL	30	» » пос. Нунлигран
	70-106Y	30	» » оз. Коолень
	67-50	30	Чукотское нагорье, р. Амгуэма
	71-20C	30	То же, р. Канчалан
	71-39PL	30	» » хр. Искатень
	71-43PL	30	То же

Вид, номер образца		2n	Район сбора образца
	71-56PL	30	Чукотское нагорье, хр. Искатень
	71-58PL	30	То же
	65-393	30+2B	» » мыс Шмидта
	67-87K	30	Анюйское нагорье, р. Ергувеем
	72-42	30	То же, пос. Билибино
	74-06	30	» » р. Алярмагтын
	74-25	30	» » гора Дуга
	76-51	30	» » р. Лёльвергыргын
	77-15	30	» » р. Кикуквеем
	80-63	30	» » р. Рыбная
S. punctata L.	77-135	40	» » р. Кикуквеем
	77-135	40	Южн. Чукотка, хр. Рарыткин
	67-136K	40	Чукотское нагорье, пос. Иультин
S. radiata Small	78-117	26	Сев.-вост. Якутия, р. Сухарная
	76-76	26	Анюйское нагорье, р. Лёльвергыргын
	67-100K	48	То же, р. Ергувеем
	72-52PL	48	Вост. Чукотка, пос. Энурмино
	74-311T	48	Зап. Чукотка, пос. Раучуа
	68-65	48	То же, г. Певек
	С-68-79	48	» » о. Айон
	72-12С	48	Вост. Чукотка, пос. Конергино
S. redofskyi Adams	67-216K	20	Колымское нагорье, пос. Черное Озеро
	75-126	20	Сев.-вост. Якутия, пос. Индигирский
	75-66	20	То же, хр. Улахан-Чистай
S. serpyllifolia Pursh	76-107K	16	Вост. Чукотка, пос. Янракыннот
	65-134	16	О. Врангеля, гора Тундровая
S. setigera Pursh	65-278	16	То же, бух. Сомнительная
	77-165	16	Южн. Чукотка, хр. Пекульнейский
	77-255	16	То же
	66-188	16	Чукотское нагорье, пос. Полярный
S. sibirica L.	СГ-69-390	26	Сев.-вост. Якутия, пос. Усть-Нера
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	76-20K	20	То же, р. Иньяли
	65-234	20	О. Врангеля, бух. Сомнительная
	66-111	20	Чукотское нагорье, р. Куэквунь
	71-14PL	20	То же, хр. Искатень
	72-102	20	Вост. Чукотка, р. Гильмимливеем
	72-46PL	20	То же, бух. Пуотэн
	77-69	20	Южн. Чукотка, хр. Рарыткин
	77-234	20	То же, хр. Пекульнейский

авторами (см. Крогулевич, 1972). Число 2n > 120 указано для *S. grandipetala* (Жукова, 1969) ошибочно.

S. funstonii. Восточносибирско-западноамериканский арктомонтанный вид, представленный в Азии большим числом эколого-морфологических и хромосомных рас. Внутривидовая систематика и таксономические границы *S. funstonii* во многом остаются неясными. По сути дела даже в азиатской части ареала *S. funstonii* представляет собой сложный комплекс, природа которого требует тщательного и многостороннего изучения одновременно с исследованием близких видов секции *Trachyphyllum*. Несомненно, что кариологическое исследование даже отдельных хромосомных рас будет способствовать выяснению многих вопросов, касающихся этого агрегатного вида. Есть все основания полагать, что на севере Азии у *S. funstonii* будут выявлены новые хромосомные расы. Мы разделяем точку зрения авторов, считающих *S. funstonii* и *S. firma* Litv. ex Losinsk. единым видом, и поэтому наши данные о числе хромосом у последнего таксона (Жукова, 1969) включены в кариологическую характеристику *S. funstonii*.

S. hieracifolia. Вид представлен в Азии двумя хорошо различимыми формолого-георафическими расами, соотвествующими двум подвидовым таксоном. У растений, относящихся к циркумполярному типовому подвиду, число хромосом подсчитывается в пределах 100—120, тогда как у чукотско-западноамериканского подвида, именуемого subsp *longifolia*, отмечены растения с 2n = 56, 2n=63 и 2n > 100. Неясно, является ли октоплоидная раса исходной или производной по отношению к более высокополиплоидным растениям или же она возникла и существует независимо.

S. hirculus. У данного вида только в одном случае нами было выявлено диплоидное растение с 2n=16. Этот образец вряд ли может быть отождествлен с близким североамериканским диплоидным видом *S. propinqua* R. Br. Резоннее предположить, что в азиатской части ареала *S. hirculus* существует и диплоидная раса, внешне почти не отличающаяся от тетраплоидной. В любом случае уточнение ареала обеих хромосомных рас представляет несомненный интерес.

S. hyperborea. Наши данные о нахождении у этого вида числа 2n=52 (Петровский, Жукова, 1981) связаны с неточным определением растения, в действительности относящегося к *S. arctolitoralis.*

S. lactea. Редко встречающийся эндемичный для северо-востока Азии вид с сильно расчлененным ареалом. Представляется интересным выявление числа хромосом у растений *S. lactea* из южноякутской и приохотской частей ареала. Не исключено, что этот вид является диплоидом с основным числом x=14.

S. monticola. До сих пор этот чукотско-американский таксон многими исследователями рассматривается как подвид циркумполярного *S. cespitosa.* Однако установленное нами хромосомное число 2n=52 является дополнительным аргументом в пользу признания видовой самостоятельности *S. monticola*, поскольку у *S. cespitosa* многократно и неизменно выявлялось 2n=80.

S. nelsoniana. В некоторых ранних публикациях (Жукова, Петровский, 1971, 1972; Жукова, Тихонова, 1971, 1972) этот вид именовался *S. punctata* subsp. *nelsoniana.* D. Webb (1964) и E. Hultén (1973) обнаружили неправомерность использования эпитета «*punctata*» и опубликовали новые комбинации для серии подвидов, входящих в состав данного таксона. Поскольку существуют разные точки зрения относительно таксономических границ *S. nelsoniana*, следует подчеркнуть, что в данной работе *S. aestivalis* и *S. porsildiana* рассматриваются как самостоятельные виды, а все остальные азиатские расы агрегатного вида *S. nelsoniana* из-за их слабой изученности включены под эгиду *S. nelsoniana.* Как видно из таблицы, наиболее широко на севере Азии распространены 80-хромосомные растения и почти все они без сомнения могут быть отнесены к типовому подвиду *S. nelsoniana* subsp. *nelsoniana*, как, впрочем, и большинство остальных исследованных образцов, имеющих иные числа хромосом. Лишь 56-хромосомный образец с Камчатки определенно не принадлежит к этому подвиду: это растение с цветоносами 10—25 см выс., с неопушенными крупными листьями до 6 см шир. и довольно компактными соцветиями из мелких цветков (около 4 мм в поперечнике), с мелкими (4—5 мм дл.) плодами на веточках, опушенных длинными извилистыми волосками, характерными для *S. porsildiana* и *S. pacifica* Hult. Поскольку не было возможности сравнить наши растения с достоверными гербарными образцами *S. pacifica*, мы можем лишь предполагать близкое родство исследованного образца с американскими растениями этого вида. Однако многообразие форм, включаемых в состав комплекса *S. aestivalis* — *S. nelsoniana*, на Камчатке столь велико, что существование таксона, во многом аналогичного, но не связанного прямым родством с *S. pacifica*, здесь вполне возможно. В. Л. Комаров в свое время выделил серию камчатских растений, предварительно определенных им как *S. punctata* var. *alpina* Kom. (in sched.), которые незначительно отличаются от обсуждаемого нами 56-хромосомного образца. По-видимому, именно такой тип растений предположительно считается гибридным потомством *S. insularis* (Hult.) Sipl. и *S. purpurascens* Kom., хотя, по нашему мнению, факт произрастания *S. insularis* в горах Камчатки еще не доказан. Дело в том, что Hultén (1968) отождествлял *S. purpurascens* со своим *S. punctata* subsp. *insularis* Hult., поэтому у него имеются указания о нахождении последнего таксона на Камчатке. В любом случае для выяснения ситуации потребуется специальное изучение всего комплекса *S. aestivalis* — *S. nelsoniana* именно в этом районе Северной Азии.

S. oppositifolia. Как известно, у типового подвида *S. oppositifolia* число хромосом 2n=26 (A. Löve, D. Löve, 1975). Все исследованные нами образцы относятся к чукотско-американскому подвиду *S. oppositifolia* subsp. *smalliana*

(Engl. et Irmsh.) Hult. и имеют 2n=52. Если будет установлено, что только этот подвид является тетраплоидным, его таксономическая обособленность будет соответствовать рангу самостоятельного вида и, согласно правилам, этот таксон должен будет именоваться *S. pulvinata* Small. (см. Ребристая, 1984).

S. porsildiana. Упоминавшиеся нами ранее подсчеты числа хромосом у *S. porsildiana* с 2n=28 (Жукова, Петровский, 1971) уточнены, и на этих же препаратах выявлено 2n=30. Указанное в приведенной работе число 2n=32 относится к образцам, имеющим в наборе две дополнительные В-хромосомы. Что касается сведений о нахождении у азиатских растений *S. porsildiana* числа 2n=70 (Löve, Löve, 1975), то они основаны на недоразумении, связанном, по-видимому, с неточностью перевода оригинала публикации.

S. radiata. В нескольких наших работах этот вид фигурировал под синонимическим названием *S. exilis* Steph., принятым ранее во «Флоре СССР» (Лозина-Лозинская, 1939). Две хромосомные расы, существующие у *S. radiata*, практически не отличимы по макроморфологическим признакам. Растения 26-хромосомные достаточно однотипны: широкими лепестками, широкояйцевидными долями чашечки и широкими коробочками они весьма напоминают мелкие экземпляры бореально-монтанного сибирского вида *S. sibirica*. Часть 48-хромосомных образцов абсолютно сходна с охарактеризованными выше 26-хромосомными растениями, вторая часть — это растения, полностью отвечающие представлению об арктическом виде *S. exilis*: цветки со сравнительно узкими лепестками, продолговато-яйцевидными долями чашечки и довольно узкие коробочки. O. Gjaerevoll (1963) не нашел видимых различий между аляскинскими растениями *S. radiata* и сибирскими образцами *S. sibirica*, а у образцов *S. radiata* с Юконского плато было определено 2n=26, как и у *S. sibirica* из Якутии. Вопрос о тождестве арктического *S. radiata* и бореально-монтанного *S. sibirica* требует специального изучения, особенно в свете того обстоятельства, что Р. Е. Крогулевич (1976) приводит для последнего вида число 2n=16.

Имеющиеся материалы по видам рода *Saxifraga* позволяют сделать заключение о том, что на севере Азии довольно обычно одновременное, а нередко и совместное существование хромосомных рас, образующих полиплоидные ряды, причем экологическая, географическая и морфологическая дифференциация многих рас достигла уровня, позволяющего рассматривать их в ранге автономных видов. Примерами такой дифференциации могут служить *S. aestivalis*—*S. nelsoniana* (2n=30 и 2n=60, 80), *S. hyperborea*—*S. arctolitoralis* (2n=26 и 2n=52), *S. setigera*—*S. platysepala* (2n=16 и 2n=32). Менее обособленные хромосомные расы мы находим у *S. funstonii* (2n=28 и 2n=112), *S. hieracifolia* (2n=56 и 2n≈110), *S. hirculus* (2n=16 и 2n=32), *S. oppositifolia* (2n=26 и 2n=52), *S. radiata* (2n=26 и 2n=48). Именно эти таксоны должны стать объектом пристального и многостороннего изучения.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. III. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 3, с. 365—368. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. IV. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 12, с. 1985—1990. — *Жукова П. Г.*, *Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 2, с. 294—305. — *Жукова П. Г.*, *Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. II. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 4, с. 554—563. — *Жукова П. Г.*, *Тихонова А. Д.* Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. I. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 6, с. 868—875. — *Жукова П. Г.*, *Тихонова А. Д.* Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. II. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 3, с. 395—402. — *Крогулевич Р. Е.* Роль полиплоидии в генезисе флоры. — В кн.: Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск: Наука, 1972, с. 190—199. — *Крогулевич Р. Е.* Числа хромосом некоторых видов растений Тункинских альп (Восточный Саян). — Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук, 1976, № 15, вып. 3, с. 46—52. — *Лозина-Лозинская А. С.* Род Камнеломка — *Saxifraga* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 9. М.; Л.: Изд-во АНСССР, 1939, с. 138—199. — *Петровский В. В.*, *Жукова П. Г.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 380—387. — *Ребристая О. В.* Род Камнеломка — *Saxifraga* L. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 9, ч. 1. Л.: Наука, 1984, с. 25—88. — *Gjaerevoll O.* Botanical investigation in Central Alaska, especially in the White Mountains, II. Trondheim, 1963. 115 p. — *Hultén E.* Flora Alaska and neighboring territories. Stanford, 1968. 1008 p. — *Hultén E.* Supplement to flora of Alaska and neighboring territories. — Bot. Notis., 1973, vol. 126, p. 459—512. — *Johnson A. W.*, *Packer J. G.* Chromosome numbers in the flora of Ogotoruk Creek, N. W. Alaska. — Bot. Notis., 1968, vol. 121, p. 403—456. — *Löve A.*, *Löve D.* Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora. Cramer: Vaduz, 1975. 598 p. — *Pugsley H. W.* The British Robertsonian Saxifrages. — J. Linn. Soc. London (Bot.), 1936, vol. 50 (334), p. 267—288. — *Webb D. A. Saxifragaceae.* — Feddes Repert., 1964, Bd 69, Hf 2, S. 153.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 I 1986.

УДК 581.3 : 577.23 : 577.153 : 581.48 : 582.992

Бот. журн., т. 72, № 5

В. С. Чупов

ВОЗМОЖНОЕ НАПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ СВОЙСТВ МОЛЕКУЛ ЭСТЕРАЗ СЕМЯН, СВЯЗАННЫХ С ИХ ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКОЙ ПОДВИЖНОСТЬЮ, НА ПРИМЕРЕ СЕМЕЙСТВА *CAMPANULACEAE* И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ТАКСОНОВ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

V. S. CHUPOV. THE POSSIBLE LINES IN THE EVOLUTION OF PROPERTIES OF THE SEED ESTERASE MOLECULES, WHICH ARE ASSOCIATED WITH THEIR ELECTROPHORETIC MOBILITY, WITH SPECIAL REFERENCE TO THE *CAMPANULACEAE* FAMILY AND SOME OTHER TAXA OF ANGIOSPERMS

На основе параллельно проведенных филогенетического анализа и исследования изозимного состава эстераз семян некоторых семейств цветковых растений высказано предположение о том, что эволюция молекул эстераз семян идет в направлении развития свойств, приводящих к увеличению их подвижности в электрофорезе.

Ранее мы сообщали о серологических исследованиях белков семян представителей сем. *Campanulaceae* (Чупов, Кутявина, 1983). На основании этих данных, полученных методом иммуноэлектрофореза и двойной иммунодиффузии в геле, построена схема родственных взаимоотношений изученных таксонов (рис. 1). Параллельно проводилось изучение изозимного состава неспецифических эстераз семян тех же видов с помощью электрофореза в полиакриламидном геле (Борщенко и др., 1983).

Сопоставление данных иммунологического и изозимного анализов обнаруживает достаточно высокую степень совпадения результатов. Так, близкие по иммунологическим свойствам белков семян роды *Platycodon* и *Codonopsis*, а также группа видов рода *Campanula* (*C. latifolia*, *C. komarovii*, *C. medium* и др., см. рис. 1) имеют близкие по подвижности эстеразы семян (рис. 2). Занимающие по серологическим данным промежуточное между этими двумя группами положение *Campanula pyramidalis*, *C. carpatica*, *Gadellia lactiflora* обладают и промежуточными по подвижности ферментами. Значительное несоответствие между серологическими данными и результатами электрофореза эстераз наблюдается у рода *Ostrowskia*. На нем мы остановимся ниже.

Здесь не будем рассматривать дополнительные доводы в пользу предлагаемой филемы. Их можно найти в работах Т. В. Шулькиной (1974, 1978, 1979, 1983, 1984), A. Dunbar и H.-G. Wallentinus (1976), Шулькиной и С. Е. Зыкова (1980), А. А. Колаковского (1980, 1985), А. А. Беляева (1984).

Остановимся на эволюционном положении выделенных групп. Мы вполне согласны с Шулькиной в том, что группа родов *Codonopsis*, *Platycodon*, *Canarina* и *Ostrowskia* среди рассматриваемых таксонов наиболее примитивна. Действительно, это мезофитные растения бо́льшей частью затененных местообитаний с облиственным цветоносным стеблем, фрондозным соцветием, мало специфическим типом вскрывания (растрескивание) плода, бороздными или бороздно-поровыми пыльцевыми зернами, часто с неустановившимся числом частей околоцветника (*Ostrowskia*, *Canarina*), с малым, первичным (2n=16, 18) в родах *Pla-*

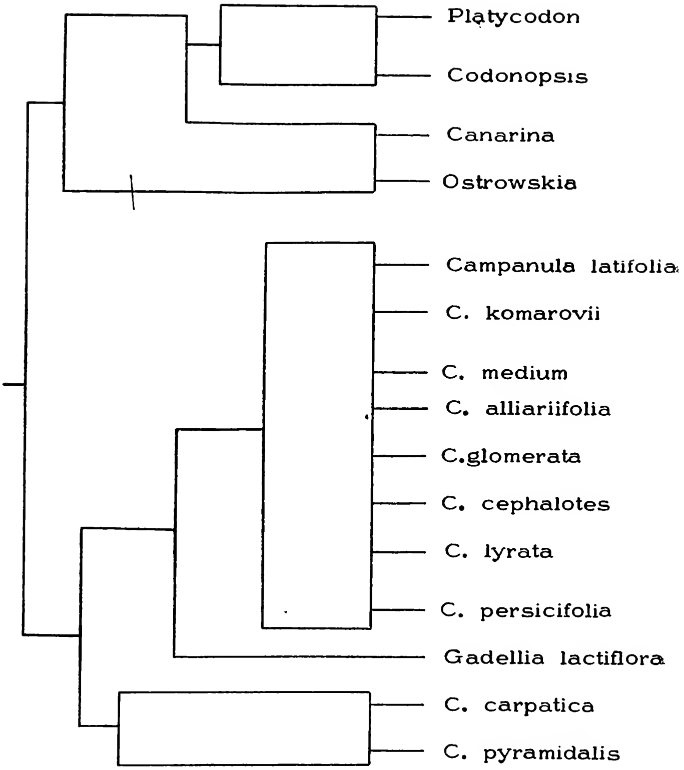


Рис. 1. Филогенетическая схема исследованных таксонов сем. *Campanulaceae*.

tycodon и *Codonopsis* числом хромосом. Видимо, примитивными следует считать и такие свойства, как развитый эпикотиль, безрозеточная форма роста (Шулькина, 1984).

Род *Campanula* обладает комплексом более продвинутых характеристик. Это растения в основном открытых местообитаний с брактеозным соцветием, с очень специфическим в наиболее продвинутой группе типом вскрывания плода посредством специального органа — аксикорна (Колаковский, 1980, 1985). Виды рода *Campanula* имеют многопоровые пыльцевые зерна, постоянное число частей цветка, у них преобладают большие, вторичные числа хромосом ($2n=34$, 36), слабо развит эпикотиль и в онтогенезе присутствует розеточная стадия. Промежуточная, по данным серологии и электрофореза эстераз, группа видов *Campanula carpatica*, *C. pyramidalis*, *Gadellia lactiflora* занимает промежуточное положение и по некоторым из перечисленных морфологических признаков. У них присутствует розеточная или полурозеточная стадия в развитии, отсутствует аксикорн.

Таким образом, можно проследить эволюцию многих признаков от более примитивных в родах *Platycodon*, *Codonopsis*, *Ostrowskia*, *Canarina* через умеренно продвинутые *Campanula pyramidalis*, *C. carpatica*, *Gadellia lactiflora* до наиболее развитых в специализированной группе настоящих (по Колаковскому) колокольчиков. Параллельно в этой группе растений увеличивается электрофоретическая подвижность молекул эстеразного комплекса семян. Как указывалось выше, из этой закономерности выпадает род *Ostrowskia*. Обладая многими примитивными чертами — неустановившимся числом частей цветка, безаксикорновым типом вскрывания плода, развитым гипокотилем и отсутствием розеточной стадии развития, — единственный представитель этого рода *O. magnifica* имеет очень высокую подвижность эстераз семян.

Мы полагаем, что это связано с чрезвычайно специфическими условиями существования растений данного вида. Это мезофитные эфемероиды, вегетирующие 1.5—2 мес в году и переживающие неблагоприятное засушливое время года

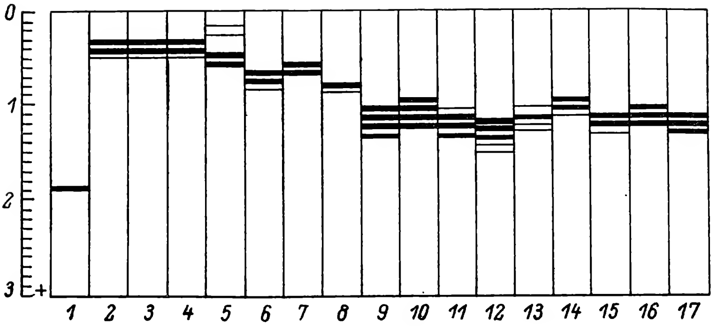


Рис. 2. Схемы электрофореграмм эстераз семян представителей сем. *Campanulaceae*.

На шкале — электрофоретическая подвижность (в отн. ед.). За единицу электрофоретической подвижности принята подвижность наиболее медленной (верхней на изображениях) полосы изофермента *Campanula rapunculoides*. *1* — *Ostrowskia magnifica* Regel, *2* — *Codonopsis rotundifolia* Royle, *3* — *C. meleagris* Diels, *4* — *C. clematidea* Clarke, *5* — *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC., *6* — *Campanula pyramidalis* L., *7* — *C. carpatica* Jacq., *8* — *Gadellia lactiflora* (Bieb.) Schulkina, *9* — *Campanula persicifolia* L., *10* — *C. lyrata* Lam., *11* — *C. cephalotes* Nakai, *12* — *C. glomerata* L., *13* — *C. alliariifolia* Willd., *14* — *C. medium* L., *15* — *C. rapunculoides* L., *16* — *C. alaskana* Leichtlin ex Beddome, *17* — *C. latifolia* L. Здесь и на рис. 3, 4: использовалась методика электрофореза в ПААГ в модификации V. Jaaska (1974), в качестве субстрата применялся α-нафтилацетат. Данные электрофореза получены И. Я. Гудковой и Г. П. Борщенко.

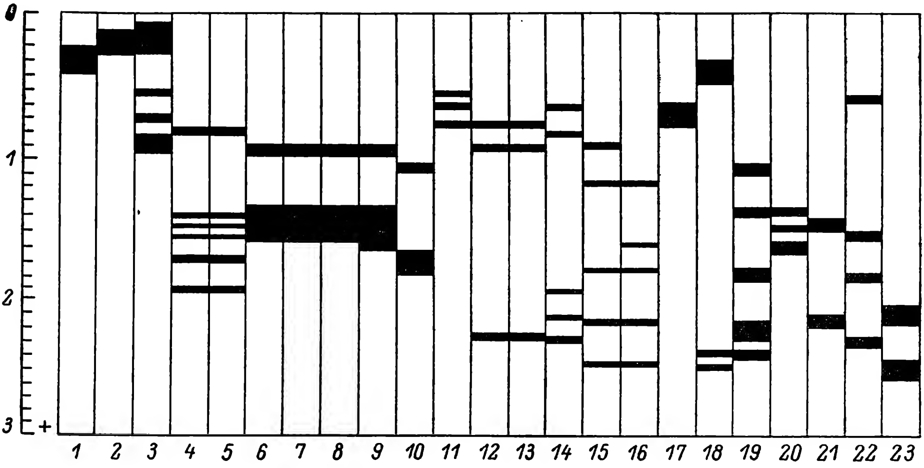


Рис. 3. Схемы электрофореграмм эстераз семян некоторых представителей семейств *Ranunculaceae* (*1—16*), *Asteraceae* (*21—29*) и порядка *Liliales* (*17—20*).

На шкале — то же, что на рис. 2. *1* — *Cimicifuga racemosa* (L.) Nutt.; *2* — *C. simplex* Wormsk.; *3* — *Actaea rubra* (Ait.) Willd.; *4* — *Aquilegia skinneri* Hook.; *5* — *A. alpina* L.; *6* — *Thalictrum aquilegifolium* L.; *7* — *T. simplex* L. (Бот. сад, Бремен); *8* — *T. simplex* (Якутия); *9* — *Ranunculus acris* L.; *10* — *R. arvensis* L.; *11* — *Adonis vernalis* L.; *12* — *A. annua* L.; *13* — *A. aestivalis* L.; *14* — *Myosurus minimus* L.; *15*, *16* — *Consolida* sp.; *17* — *Lilium regale* Wils.; *18* — *Convallaria majalis* L.; *19* — *Camassia leichtlinii* (Baker) Wats.; *20* — *Bulbine annua* Willd.; *21* — *Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg.; *22* — *Xanthium strumarium* L.; *23* — *Helianthus annuus* L.

в виде подземных клубней. Исторически указанный вид, возможно, является автохтонным дериватом представителя более мезофитной флоры Древнего Средиземья, преобразованным на месте аридизирующимися условиями внешней среды (см. Камелин, 1973). Интересно, что и ареал *O. magnifica* занимает промежуточное положение между ареалами своих мезофитных родственников — *Platycodon* и *Codonopsis* на юго-востоке и *Canarina* на западе. Повышенная скорость эволюции отдельных признаков под воздействием условий среды (закон гетерохронного развития признаков, приводящий к гетеробатмии) хорошо известна в ботанике, и, видимо, в свойствах эстераз семян рода *Ostrowskia* имеется подобный случай. Полагая, что в основных своих направлениях макроэволюция адаптивна, можем думать, что и эволюция свойств молекул эстераз семян, прослеженная на надродовом уровне, также адаптивна и идет в направлении развития качеств, приводящих к увеличению их подвижности при электрофорезе. Было интересно проверить это предположение на представителях других

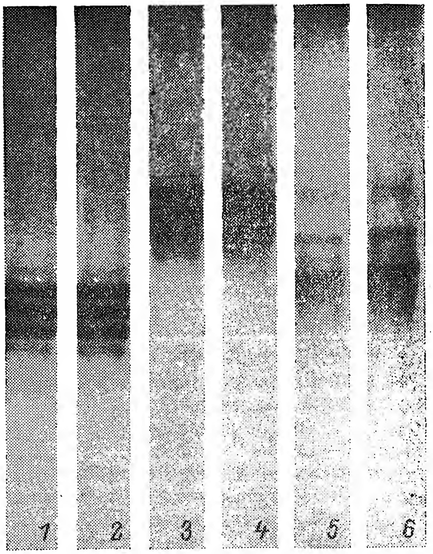


Рис. 4. Фотографии электрофореграмм эстераз семян представителей сем. *Campanulaceae*.

1, 2 — *Campanula rapunculoides* L.; *3, 4* — *Codonopsis clematidea* (Schrenk) Clarke; *5, 6* — *Campanula grossheimii* Charadze.

семейств. Если окажется, что эстеразы с большей электрофоретической подвижностью обнаружатся у эволюционно более продвинутых видов, а также у видов, обитающих в экстремальных условиях, то о нашем предположении можно будет говорить более уверенно.

На рис. 3 показаны изображения электрофореграмм некоторых представителей сем. *Ranunculaceae*. В настоящее время нет достаточно обоснованной и детальной филогенетической схемы этого семейства. Но можно отметить, что, вероятно, наиболее примитивные его представители — роды *Cimicifuga* и *Actaea* — обладают и наиболее низкой электрофоретической подвижностью эстераз семян. Другие представители семейства характеризуются значительно более подвижными ферментами. Учитывая, что однолетность по сравнению с многолетностью является признаком более высокой эволюционной подвижности, интересно было сравнить подвижность эстераз у однолетних и многолетних видов одного и того же рода. Оказалось, что у многолетников (*Ranunculus acris*, *Adonis vernalis*) электрофоретическая подвижность молекул исследованного фермента заметно ниже, чем у однолетников (*Ranunculus arvensis*, *Adonis annua*, *A. aestivalis*). Высока электрофоретическая подвижность эстераз у *Myosurus minimus* — эфемера с жизненным циклом не более месяца. Столь же высока подвижность эстераз семян представителей рода *Consolida* также эфемеров или субэфемеров. Многолетние виды и роды *Aquilegia skinneri*, *A. alpina*, *Thalictrum simplex*, *T. aquilegifolium* имеют ферменты с меньшей подвижностью.

Большой подвижностью обладают эстеразы рассмотренных представителей эволюционно высоко продвинутого сем. *Asteraceae* (рис. 3, *21—23*). Но и среди них у однолетника *Helianthus annuus* и двулетника *Xanthium strumarium* имеется фракция эстераз, более подвижных, чем у многолетнего *Telekia speciosa*.

Встречаются и исключения из описываемой закономерности. Так, в семенах однолетнего *Campanula alaskana* содержатся эстеразы с подвижностью не более высокой, чем у многолетних (малолетних) представителей этого рода. Среди однодольных многолетние *Convallaria majalis* и *Camassia leichtlinii* имеют более подвижные эстеразы, чем приносящий семена в год посадки *Bulbine annua* (рис. 3, *17—20*). Правда, это представители разных семейств и, возможно, данное сопоставление неправомерно. Во всяком случае, член более примитивной группы однодольных — *Lilium regale* — обладает эстеразами семян с низкой подвижностью.

Таким образом, можно высказать предположение о том, что у высших растений происходит адаптивная эволюция эстераз семян, направленная в сторону развития свойств, ответственных за увеличение подвижности их молекул при электрофорезе. Вероятно, данные результаты достигаются разными способами. В одних случаях (сем. *Campanulaceae*) может происходить эволюционное преобразование первоначальных молекул или их субъединиц и весь комплекс изоформ преобразуется как единое целое. Это хорошо видно на рис. 4. Из наборов изоформ, принадлежащих разным видам, можно составить непрерывный ряд изменений подвижности, причем преемственные участки спектров будут почти совпадающими. По-видимому, здесь наблюдается настоящая эволюция либо молекул фермента, либо аппарата их посттрансляционного преобразования. В тех случаях, когда преемственность в образовании изоформ фермента явно не обнаруживается, не исключено появление новых молекул, генетически только отдаленно связанных или вообще не зависящих от изоферментов предковых форм. Таковыми могут быть высокоподвижные формы фермента у однолетних лютиковых.

При прорастании семян число изоформ фермента значительно увеличивается, но характер расположения их через определенные интервалы сохраняется. Это может говорить о сложной четвертичной структуре ферментов в покоящихся семенах.

ЛИТЕРАТУРА

Беляев А. А. Ультраструктура поверхности и некоторые морфологические характеристики семян представителей семейства *Campanulaceae.* — Бот. журн., 1984, т. 69, № 6, с. 890—898. — *Борщенко Г. П.*, *Гудкова И. Я.*, *Чупов В. С.* Исследование изоферментов эстераз в семействе *Campanulaceae.* — В кн.: Тез. докл. VII делегатского съезда Всесоюз. бот. о-ва. Л.: Наука, 1983, с. 10—11. — *Камелин Р. В.* Флористический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 355 с. — *Колаковский А. А.* Новые данные к систематике колокольчиковых. — Сообщ. АН ГССР, 1980, № 3, с. 653—656. — *Колаковский А. А.* Типы плодов у колокольчиковых (*Campanulaceae*). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 1, с. 3—11. — *Чупов В. С.*, *Кутявина Н. Г.* Серологические исследования в семействе *Campanulaceae.* — В кн.: Тез. докл. VII делегатского съезда Всесоюз. бот. о-ва. Л.: Наука, 1983, с. 36. — *Шулькина Т. В.* Морфология проростков у представителей рода *Campanula* флоры СССР. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 3, с. 439—447. — *Шулькина Т. В.* Жизненные формы в семействе *Campanulaceae*, их географическое распространение и связь с таксономией. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 2, с. 153—169. — *Шулькина Т. В.* К вопросу о систематическом положении *Campanula lactiflora* Bieb. — В кн.: Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1979, с. 175—178. — *Шулькина Т. В.* Некоторые вопросы истории и систематики семейства *Campanulaceae.* — В кн.: Тез. докл. VII делегатского съезда Всесоюз. бот. о-ва. Л.: Наука, 1983, с. 37—38. — *Шулькина Т. В.* Основные направления эволюции жизненных форм в семействе *Campanulaceae.* — Бот. журн., 1984, т. 69, № 1, с. 3—12. — *Шулькина Т. В.*, *Зыков С. Е.* Анатомическое строение стебля в семействе *Campanulaceae* в связи с эволюцией жизненных форм. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 627—639. — *Dunbar A.*, *Wallentinus H.-G.* On pollen of *Campanulaceae.* 3. A numerical taxonomic investigation.— Bot. Not., 1976, vol. 129, N 1, p. 69—72. — *Jaaska V.* Enzyme variability and phylogenetic relationships in the grass genera *Agropyron* Gaertn. and *Elymus* L. 2. The genus *Elymus* L. — Изв. АН ЭССР. Биология, 1974, т. 23, № 1, с. 3—18.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 I 1986.

УДК 581.821 : 581.48 : 582.952.6

Бот. журн., т. 72, № 5

Т. И. Кравцова, Э. С. Терёхин

ГИСТОХИМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *OROBANCHACEAE* ФЛОРЫ СССР

T. I. KRAVTZOVA, E. S. TERYOKHIN. HISTOCHEMICAL ANALYSIS OF THE SEED COAT IN SOME REPRESENTATIVES OF THE *OROBANCHACEAE* FAMILY OF THE FLORA OF THE USSR

Сравнительно-гистохимический анализ семенной кожуры у представителей 7 родов заразиховых флоры СССР позволил прийти к некоторым заключениям в дискуссионном вопросе о ее химическом составе. Результаты исследования показали, что оболочки клеток эпидермы семенной кожуры лигнифицированы, а эндотелиальный слой семенной кожуры (эндотеста) содержит как кутин, так и пектин. Между изученными родами и видами имеются определенные различия в химическом составе семенной кожуры. Эти различия касаются степени лигнификации оболочек клеток эпидермы, количества пектиновых веществ в эндотелиальном слое и наличия воска на наружной тангентальной стенке клеток эпидермы, который имеется лишь у представителей рода *Phelipanche* (=*Orobanche*, подрод *Phelipanche*). Степень одревеснения эпидермы семенной кожуры связана с экологическими особенностями распространения семян, наибольшая она у семян зоохорного типа (роды *Mannagettaea*, *Phacellanthus*) и меньшая — у семян анемо- или гидрохорного типа (представители других изученных родов).

К настоящему времени основные черты строения семенной кожуры заразиховых изучены у представителей почти всех родов этого семейства (Koch, 1887, и др.; Tiagi, 1951, и др.; Kadry, 1955, и др.; Kadry, Tewfic, 1956; Терёхин, 1966;

Никитичева, Терёхин, 1976; Терёхин, Никитичева, 1981; Терёхин, Кравцова, 1986; Granel de Solignac, 1970; Attawi, 1977; Анисимова, 1983). У заразиховых, представленных во флоре СССР, семенная кожура двуслойная, состоит из наружной эпидермы интегумента и эндотелиального слоя (эндотесты), образованного утолщенными наружными тангентальными стенками клеток эндотелия. Последний отграничен от эндосперма слоем кутикулы.

Гистохимические исследования семенной кожуры заразиховых проводили многократно одновременно с изучением анатомического строения зрелого семени. Однако в литературе до сих пор нет единого мнения о химическом составе формирующих ее клеточных оболочек. Большинство исследователей отмечали одревеснение вторичных оболочек клеток наружной эпидермы семенной кожуры (Tiagi, 1951 и др.; Kadry, 1955; Kadry, Tewfic, 1956; Терёхин, Никитичева, 1981, и др.). Т. С. Антонова (1978) подтвердила эти данные, используя флуоресцентный микроскоп для выяснения химизма семенной кожуры у *Orobanche cernua* Loefl. subsp. *cumana* (Wallr.) Soó, *Phelipanche ramosa* (L.) Pomel (=*Orobanche ramosa* L.), *P. aegyptiaca* (Pers.) Pomel (=*O. aegyptiaca* Pers.) — основных, экономически важных сорных представителей заразиховых флоры СССР.

Тем не менее J. Krenner (1958) отмечал, что в утолщенных внутренних тангентальных стенках клеток наружной эпидермы семенной кожуры у *Orobanche cumana* Wallr. (=*O. cernua* subsp. *cumana*) присутствуют в основном пектиновые вещества, тогда как одревесневает лишь верхняя часть радиальных клеточных стенок. S. Abu-Shakra с соавторами (1971) нашли, что оболочки клеток наружной эпидермы семенной кожуры у *Phelipanche ramosa* кутинизированы.

Относительно химического состава эндотелиального слоя также нет единого мнения. F. Netolitzky (1926), B. Tiagi (1951 и др.), Э. С. Терёхин и З. И. Никитичева (1981) считают, что он кутинизирован у всех изученных ими представителей заразиховых. Однако A. Kadry (1955) и A. Kadry и H. Tewfic (1956) отмечали, что эндотелиальный слой у *Orobanche crenata* Forsk. и *Cistanche tinctoria* (Forsk.) G. Beck суберинизирован.

По мнению И. П. Бородина (1954), клетки наружной эпидермы семенной кожуры у *Cistanche flava* (C. A. Mey.) Korsh. покрыты слоем кутикулы. F. Attawi (1977), Э. С. Терёхин и Т. И. Кравцова (1983) обнаружили на пленчатой наружной тангентальной стенке клеток эпидермы семенной кожуры представителей рода *Phelipanche* Pomel (=*Orobanche* L., подрод *Phelipanche* (Pomel) Tzvel.) фибриллоподобные образования, которыми этот род отличается от других родов заразиховых.

Однако L. Musselman с соавторами (1981) установили наличие подобных образований лишь на семенной кожуре *P. aegyptiaca* и вовсе не нашли их у *P. ramosa*. Химический состав этих фибриллоподобных образований также остается спорным. Attawi (1977) предполагает, что это остатки дегенерировавшей наружной тангентальной стенки эпидермальных клеток, тогда как Musselman с соавторами (1981) считают их кристаллами воска.

Ввиду неоднозначности предыдущих результатов химического анализа семенной кожуры заразиховых мы сочли важным еще раз провести ее гистохимическое исследование (у заразиховых флоры СССР), используя ряд дублирующих гистохимических методик. Нельзя не отметить при этом, что знание химического состава семенной кожуры у сорных видов заразиховых, включенных в настоящее исследование, может иметь не только научное, но и практическое значение, поскольку данный признак должен учитываться при разработке методов борьбы с этими серьезными вредителями многих технических и пищевых культур.

Материал и методика

Химический состав семенной кожуры был изучен у представителей 7 родов заразиховых, обитающих на территории СССР. Для исследования были взяты следующие виды: *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch., *Cistanche fissa* (C. A. Mey.) G. Beck, *C. flava*, *C. jodostoma* Butk. et Vved., *C. mongolica* G. Beck, *C. salsa* (C. A. Mey.) G. Beck, *Diphelypaea coccinea* (Bieb.) Nicolson, *Mannagettaea hummelii* H. Smith, *Orobanche amoena* C. A. Mey., *O. cernua* subsp. *cumana*, *O. colorata* C. Koch, *O. elatior* Sutt., *O. gamosepala* Reut., *O. han-*

sii A. Kerner, *O. hederae* Duby, *O. kotschyi* Reut., *O. lutea* Baumg., *O. sulphurea* Gontsch., *Phelipanche aegyptiaca*, *P. caesia* (Reichenb.) Soják, *P. purpurea* (Jacq.) Soják, *P. ramosa*, *P. pallens* (Bunge) Soják, *Phacellanthus tubiflorus* Siebold et Zucc.

Гистохимические реакции проводили на свежих срезах семян, полученных с помощью замораживающего микротома, а также на отделенной от семени семенной кожуре. Для выявления химического состава семенной кожуры были проведены следующие реакции.[1]

1) Определение лигнина: а) определение Ф-лигнина с помощью флороглюциновой реакции (Бояркин, 1934; цит.: по Фурст, 1979); б) определение М-лигнина с помощью перманганатной реакции по Меуле (Бояркин, 1934; цит.: по Фурст, 1979; модифицировано Г. Г. Фурст, 1973).

С помощью жавелевой воды (Фурст, 1979) удаляли лигнин из семенной кожуры для проведения последующих реакций на целлюлозу и суберин. Для этого срезы семян помещали в жавелевую воду на сутки, затем в течение 2 ч промывали 1 %-м раствором HCl.

2) Определение целлюлозы: а) по методу Новопокровского (Прозина, 1960) с помощью хлор-цинк-иода; б) по методу Джогансена (Johansen, 1940; цит.: по Фурст, 1979), согласно которому срезы семян помещали в раствор I в KI и оставляли на 10 мин под покровным стеклом в темном месте. Затем под покровное стекло вводили каплю 65 %-й H_2SO_4, которая смешивалась путем диффузии с раствором I в KI. В результате реакции оболочки, содержащие только целлюлозу, окрашивались в темно-синий цвет, содержащие лигнин — в желтый.

3) Определение пектиновых веществ: а) с помощью окраски рутением красным (водный раствор в разведении 1 : 5000) (Джапаридзе, 1953); б) с помощью окраски алциановым синим (Beneš, 1968); срезы семян выдерживали в течение 30 мин в 0.1 %-м растворе алцианового синего в 3 %-й уксусной кислоте; в) по методу Дефо (Фурст, 1979) с помощью растворов сернокислого железа и железосинеродистого калия.

4) Определение кутина и суберина: а) окраской суданом III (Прозина, 1960) — срезы семян подогревали в растворе судана III в спирте с глицерином (1 : 1) до кипения; б) с помощью свежеприготовленной спиртовой вытяжки хлорофилла (Прозина, 1960); в) посредством фуксин-феноловой реакции на кутиновые вещества по Прозиной (1960), модифицированной Фурст (1979); согласно этой методике, срезы семян подогревали в растворе фуксин-фенола до появления паров. После промывки дистиллированной водой и высушивания проводили дифференцировку срезов 66 %-й HCl до полного обесцвечивания тканей. Затем срезы еще раз промывали водой, высушивали и окрашивали метиленовым синим. В результате оболочки клеток, содержащие кутиновые вещества, окрашивались в малиновые тона; г) окраска кутина суданом III по способу Прозиной (1960), модифицированному Фурст (1979); по этой методике сухие срезы семян помещали в краситель — раствор судана III в смеси 90 %-го этилового спирта и глицерина (2 : 1), накрывали покровным стеклом и подогревали до кипения, после чего их оставляли на сутки в закрытой коробке. Затем промывали сначала 50 %-м этиловым спиртом, потом дистиллированной водой. В результате кутин должен окрашиваться в красновато-оранжевые тона; д) окраска суберина спиртовым суданом III по способу Прозиной (1960), модифицированному Фурст (1979), — срезы семян обрабатывали жавелевой водой и фиксировали в 50, затем 70 %-м этиловом спирте. После этого их помещали на 30 мин в краситель — насыщенный раствор судана III в 70 %-м этиловом спирте. В результате окраски суберинизированные ткани должны окрашиваться в темно-оранжевые тона; е) была проведена также цериновая реакция на обнаружение опробковевших оболочек (Джапаридзе, 1953) — семена *Cistanche flava* и *Phelipanche caesia* кипятили в концентрированной азотной кислоте с добавлением бертолетовой соли.

---

[1] При проведении исследования были использованы прописи гистохимических реакций, приведенные в руководствах Л. И. Джапаридзе (1953), М. Н. Прозиной (1960) и Г. Г. Фурст (1979).

5) Воск на поверхности семенной кожуры выявляли с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35 при увеличениях 383 и 3480. Для проверки полученных результатов проводили реакцию растворения воска в диэтиловом эфире, в кипящей воде и кипящем 70 %-м этиловом спирте.

Полученные результаты

1. Лигнин. Реакции на лигнин показали наличие в семенной кожуре заразиховых только Ф-лигнина. С помощью флороглюциновой реакции выяснено, что в семенной кожуре всех изученных видов одревесневшими являются радиальные и внутренние тангентальные стенки клеток эпидермы, причем степень одревеснения этих клеток различна у представителей разных родов и видов заразиховых. Наиболее сильное одревеснение обнаружено у *Mannagettaea hummelii* и *Phacellanthus tubiflorus.* Менее сильное одревеснение наблюдается в семенах представителей родов *Cistanche* Hoffmgg. et Link и *Diphelypaea* Nicolson. Что касается родов *Orobanche* и *Phelipanche*, то степень одревеснения радиальных и внутренних тангентальных стенок клеток эпидермы семенной кожуры различна у разных видов этих родов. Она очень небольшая у *Orobanche cernua* subsp. *cumana*, *O. hansii*, *O. kotschyi*, *O. sulphurea*, *Phelipanche caesia*, *P. purpurea*, *P. pallens P. ramosa*, более сильная у *Orobanche hederae* и *Phelipanche aegyptiaca.* У *Orobanche gamosepala* и *O. colorata* наблюдается еще более сильное одревеснение, почти такое же, как в родах *Cistanche* и *Diphelypaea.* Клетки эпидермы семенной кожуры *Boschniakia rossica* так же, как у большинства видов рода *Orobanche*, со слабо одревесневшими стенками.

2. Целлюлоза. Определение целлюлозы в семенной кожуре *Orobanche amoena*, *O. hederae*, *Phacellanthus tubiflorus* по методу Новопокровского с помощью хлор-цинк-иода не дало каких-нибудь четких результатов. Результаты реакции свидетельствовали лишь об отсутствии чистой целлюлозы в семенной кожуре у исследованных представителей семейства.

Определение целлюлозы по методу Джогансена показало, что только у представителей рода *Cistanche* в семенной кожуре имеется целлюлозный слой — внутренний тонкий слой вторичной оболочки клеток эпидермы. Эта реакция, кроме того, подтвердила различную степень одревеснения эпидермы семенной кожуры у представителей разных родов. Слабое одревеснение проявляется в желто-зеленой или зеленовато-бурой окраске клеточных стенок, что, вероятно, указывает на смесь синей окраски целлюлозы и желтой лигнина. При повторной реакции по методу Джогансена, проведенной на обработанных жавелевой водой срезах, обнаружилось характерное синее окрашивание целлюлозы во вторичных оболочках клеток эпидермы семенной кожуры.

Таким образом, полученные результаты говорят о том, что в состав вторичных оболочек клеток эпидермы семенной кожуры заразиховых входят в основном два вещества — целлюлоза и лигнин.

Определение целлюлозы в оболочках клеток эпидермы семенной кожуры оказалось затруднено вследствие их естественной коричневой окраски. Последнюю удалось устранить путем обесцвечивания срезов жавелевой водой.

3. Пектин. Определение пектиновых веществ по методу Дефо не дало никаких результатов, пектиновые вещества после обработки железосинеродистым калием выявлены не были.

Окраска срезов семян рутением красным и алциановым синим показала, что в оболочках клеток эпидермы семенной кожуры имеются пектиновые вещества в очень незначительном количестве, они локализованы следующим образом: в узкой верхней неодревесневшей кромке наружного края радиальных стенок, в пленчатой наружной тангентальной стенке, в первичной оболочке клеток в районе пор, в поровых каналах (это особенно хорошо видно у *Phacellanthus tubiflorus* и *Orobanche colorata*). У исследованных видов рода *Cistanche* пектин выявлен в тонком внутреннем, последнем по времени образования неодревесневшем слое вторичной оболочки, что говорит о его пектоцеллюлозном составе.

Определение пектиновых веществ с помощью этих окрасок показало их наличие в эндотелиальном слое семенной кожуры всех исследованных родов и видов.

Были выявлены также количественные различия в содержании пектиновых веществ в этом слое между родами и видами заразиховых. Очень яркое синее окрашивание эндотелиального слоя, соответствующее значительному количеству в нем пектиновых веществ, наблюдалось у *Phelipanche caesia*. Меньшее их содержание отмечено в эндотелиальном слое *Mannagettaea hummelii* и *Boschniakia rossica* и совсем небольшое — в эндотелиальном слое *Cistanche flava*. Что касается рода *Orobanche*, то различное содержание пектиновых веществ в эндотелиальном слое обнаружено у разных его видов — небольшое у *O. lutea* и значительное, почти как у *Phelipanche*, у *O. colorata*.

4. Кутин. Окраска суданом III, спиртовой вытяжкой хлорофилла и фуксин-феноловая реакция обнаружила отсутствие кутина и суберина в оболочках клеток эпидермы семенной кожуры и наличие одного из этих веществ (кутина) в эндотелиальном слое семенной кожуры всех исследованных видов. Он откладывается слоями, которые наиболее хорошо заметны у *Phacellanthus tubiflorus* и представителей рода *Phelipanche*.

Для различения кутина и суберина мы использовали реакции, предлагаемые Фурст (1979), — окраска кутина суданом III и суберина — спиртовым суданом III. Проведя окраску срезов по этим двум методикам, мы выяснили, что на нашем материале они не могут дать ответ о наличии только одного из этих веществ. Первая реакция с суданом III обнаруживает присутствие в эндотелиальном слое кутина, реакция со спиртовым суданом III выявляет в нем суберин, при этом кутикула, находящаяся между эндотелиальным слоем и эндоспермом семени, окрашивается одинаково с эндотелиальным слоем, что может свидетельствовать о вероятной его кутинизации.

После проведения цериновой реакции маслянистые капли цериновой кислоты не были обнаружены, это говорит об отсутствии опробковения в семенной кожуре заразиховых.

Мы провели также исследование структуры эндотелиального слоя у представителей изучаемых родов заразиховых (табл. I, *1*—*8*). С помощью сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов выяснено, что этот слой не сплошной, а рыхлый, пористый, иногда образует коралловидную структуру, видимую также под световым микроскопом (табл. I, *2*, *5*, *6*). Наименее рыхлым является эндотелиальный слой *Boschniakia rossica* (табл. I, *7*, *8*), что хорошо видно на его поперечном срезе (табл. I, *8*).

На ультратонком срезе эндотелиального слоя с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (табл. II) наблюдается чередование светлых и темных участков. Видна также кутикула, прилегающая к эндотелиальному слою со стороны эндосперма. Как показали исследования Е. А. Мирославова (1974) и И. М. Кравкиной (1976), в кутикуле листа при использованной методике обработки материала (двойная фиксация глутаром-осмием и контрастирование свинцом) светлая окраска соответствует кутину, темная — пектиновым веществам.

Таким образом, проведенные нами гистохимические исследования, а также данные, полученные с помощью сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов, позволяют предположить, что коралловидные выросты и глобулы различной формы состоят из кутина. Функции столь сложно устроенного кутиново-пектинового слоя в семенной кожуре заразиховых не вполне ясны. Вероятно, он выполняет основную защитную функцию семенной кожуры при распространении семян, длительном хранении их в почве, а также, как заметил Krenner (1958), при послесеменном развитии заразихи, образуя чехлик вокруг апекса проростка. Эпидерма семенной кожуры в процессе распространения семян частично или полностью разрушается. Возможно, неровная поверхность оставшегося эндотелиального слоя семенной кожуры способствует удержанию семян в верхних слоях почвы и контакту их с корнями растений-хозяев. Не исключено и присутствие в нем веществ, участвующих в сложных процессах прорастания семян заразиховых.

5. Воск. Отложения воска на поверхности семян обычно очень незначительны, это затрудняет его выявление с помощью светового микроскопа и обычных окрасок. Эти отложения в виде тонкой сети переплетающихся фибрилл мы обнаружили с помощью сканирующего электронного микроскопа на

наружной тангентальной клеточной стенке только у представителей рода *Phelipanche*, что отличает его от других изученных нами родов семейства.

Обрабатывая семена *P. caesia* диэтиловым эфиром (семена помещали в эфир на 9 ч), мы не смогли растворить фибриллоподобные образования воска на поверхности наружной тангентальной стенки клеток эпидермы семенной кожуры (табл. III, *1*), однако эти кристаллы полностью растворились в кипящей воде и кипящем спирте (табл. III, *2*). Можно заключить, что эти образования по химическому составу действительно являются кристаллами воска, но довольно устойчивого, не растворяющегося в эфире.

Обсуждение

Наружная эпидерма семенной кожуры. Проведенное исследование подтвердило результаты более ранних работ (Tiagi, 1951, и др.; Krenner, 1958; Никитичева, Терёхин, 1976; Терёхин, Никитичева, 1981; Антонова, 1978, и др.) о наличии одревеснения оболочек (радиальных и внутренних тангентальных стенок) клеток эпидермы семенной кожуры заразиховых. Вместе с тем оно выявило различную степень их одревеснения у представителей ряда родов и видов, что связано, вероятно, с разными экологическими особенностями распространения семян. Для семян *Mannagettaea hummelii* и *Phacellanthus tubiflorus*, которые относятся к эпизоохорному типу (Терёхин, 1979; Терёхин, Кравцова, 1986), характерны сильно одревесневшие клетки эпидермы семенной кожуры. В семенах анемо- или гидрохорного типа (представители родов *Cistanche*, *Boschniakia* C. A. Mey., *Orobanche* и *Phelipanche*) наблюдается менее сильное одревеснение, причем различная степень одревеснения у разных видов *Orobanche* связана, вероятно, с преобладанием анемохорного или гидрохорного способа распространения семян.

Нам не удалось обнаружить того факта, что внутренние тангентальные стенки клеток эпидермы состоят из пектиновых веществ, как отмечал Krenner (1958) для *Orobanche cernua* subsp. *cumana*. У исследованных представителей заразиховых пектиновые вещества лишь в незначительном количестве присутствуют в оболочках клеток эпидермы семенной кожуры. Наши исследования не подтвердили также и вывода Abu-Shakra с соавторами (1971) относительно кутинизированных стенок клеток эпидермы семенной кожуры у *Phelipanche ramosa*. Ни у одного из изученных видов мы не обнаружили кутиновых веществ в оболочках клеток наружной эпидермы, в том числе на просветленных жавелевой водой срезах.

Не подтвердился также и результат исследования Бородина (1954), отметившего в семенах *Cistanche flava* присутствие кутикулы, покрывающей эпидермальные клетки семенной кожуры.

В отличие от Musselman с соавторами (1981) мы нашли кристаллы воска на поверхности семян всех исследованных представителей рода *Phelipanche*, в том числе и у семян *P. ramosa*. Изучив с помощью сканирующего электронного микроскопа отложения воска в семенах многих видов *Phelipanche*, каждый из которых был представлен несколькими образцами, мы выяснили, что разные образцы одного вида могут существенно различаться по степени развития воскового налета. У некоторых образцов семян кристаллов воска мало, они едва заметны. Как известно, такие признаки семян, как окраска, блеск, опушение, являются неустойчивыми и могут значительно изменяться в зависимости от условий произрастания растения (Доброхотов, 1961, и др.). Подобным признаком является, вероятно, отложение воска на поверхности семян, что, возможно, объясняет расхождение результатов, полученных Musselman с соавторами (1981) и нами.

Эндотелиальный слой (эндотеста). В эндотелиальном слое семенной кожуры у представителей всех исследованных родов заразиховых мы обнаружили присутствие кутиновых веществ, подтвердив справедливость данных, приведенных Netolitzky (1926) и Tiagi (1951 и др.). Кроме того, мы нашли в этом слое также и пектиновые вещества. Исследованные заразиховые различаются, однако, по их количественному содержанию. Наиболее богат пектиновыми веществами эндотелиальный слой у *Phelipanche caesia* и *Orobanche colorata*, наименее — у представителей рода *Cistanche.*

Tiagi (1951 и др.), как заметил еще Kadry (1955), был неправ, утверждая, что наружные тангентальные стенки клеток периферического слоя эндосперма кутинизированы у всех исследованных им заразиховых, кроме *Conopholis americana* (L.) Wallr. Согласно нашим результатам, эндосперм не принимает участия в образовании кутинизированного защитного слоя семени.

Исследовав развитие семенной кожуры у представителей семи родов заразиховых флоры СССР (Терёхин, Кравцова, 1986), мы не считаем возможным согласиться с мнением Kadry (1955) и Kadry и Tewfic (1956) о суберинизированности эндотелиального слоя семенной кожуры заразиховых. Выяснилось, что в процессе развития семени клетки эндотелия выделяют в сторону эндосперма слой кутикулы, затем находящиеся под ней наружные тангентальные стенки этих клеток утолщаются и кутинизируются. Такое строение вообще свойственно клеткам эпидермы (Мирославов, 1974; Эсау, 1969; Espelie et al., 1980), какими и являются клетки эндотелия — внутренней эпидермы единственного интегумента заразиховых.

Как было еще раз подтверждено в настоящем исследовании, вопрос о различении кутина и суберина является весьма трудным. В настоящее время диагностика этих близких по химическому составу веществ осуществляется только с помощью биохимических методов — газовой хроматографии продуктов их деполимеризации (Espelie et al., 1980, 1982). Один из признаков, способствующих различению кутина и суберина, — связь этих веществ с определенной анатомической структурой. Кутинизированными обычно оказываются отдельные клеточные оболочки, опробковение же чаще затрагивает целую ткань, которая может состоять из нескольких слоев клеток. Кроме того, известно, что кутикула и кутинизированные оболочки клеток характерны, как правило, для эпидермальных тканей (Wisselingh, 1925; Эсау, 1969; Espelie et al., 1980).

Проведенное гистохимическое исследование семенной кожуры 23 представителей родов заразиховых, произрастающих на территории СССР, показало, что, несмотря на сходный общий план строения семенной кожуры, у заразиховых имеются определенные различия между изученными видами и родами в ее химическом составе. Эти различия касаются главным образом степени лигнификации вторичных оболочек клеток эпидермы семенной кожуры, количества пектиновых веществ в эндотелиальном слое и наличия воска на наружной тангентальной стенке клеток эпидермы.

За помощь в настоящей работе и ценные советы приносим благодарность Е. А. Мирославову, И. М. Кравкиной, З. В. Болховских, а также инженерам кабинета сканирующей электронной микроскопии Н. В. Ченцовой, Л. А. Карцевой, Е. В. Дрожжиной.

ЛИТЕРАТУРА

Анисимова Г. М. Развитие и строение семени у *Orobanche cumana* и *O. alsatica* (*Orobanchaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 473—482. — *Антонова Т. С.* Особенности строения семенных оболочек у некоторых видов *Orobanche.* — Бюл. НТИ по масличным культурам, 1978, вып. 2, с. 60—61. — *Бородин И. П.* Строение и прорастание семян песчаной заразихи. — ДАН УзССР, 1954, № 10, с. 59—63. — *Джапаридзе Л. И.* Практикум по микроскопической химии растений. М.: Сов. наука, 1953. 151 с. — *Доброхотов В. Н.* Семена сорных растений. М.: Сельхозиздат, 1961. 414 с. — *Кравкина И. М.* Строение кутикулы листа некоторых представителей сем. *Fabaceae*, произрастающих в различных экологических условиях. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 10, с. 1374—1391. — *Мирославов Е. А.* Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 120 с. — *Никитичева З. И., Терёхин Э. С.* Развитие семени и проростка *Orobanche pallidiflora* Wimm. et Grab. (*Orobanchaceae*). — Бот. журн., 1976, т. 61, № 5, с. 690—700. — *Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высш. школа, 1960. 206 с. — *Терёхин Э. С.* Эмбриология *Orobanchaceae.* 1. *Phelypaea coccinea* (M. B.) Poir. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 11, с. 1601—1607. — *Терёхин Э. С.* Эмбриология *Orobanchaceae.* 3. *Mannagettaea hummelii* H. Smith. — Бот. журн., 1979, т. 65, № 10, с. 1390—1400. — *Терёхин Э. С., Кравцова Т. И.* Карполого-анатомический анализ рода *Phelipanche* (*Orobanchaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1488—1496. — *Терёхин Э. С., Кравцова Т. И.* Развитие и строение семенной кожуры у представителей семейства *Orobanchaceae* флоры СССР. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 11, с. 1501—1512. — *Терёхин Э. С., Никитичева З. И.*, Семейство *Orobanchaceae.* Онтогенез и филогенез. Л.: Наука, 1981. 228 с. — *Фурст Г. Г.* Методы анатомогистохимического исследования растительных тканей. М.:

Наука, 1979. 155 с. — *Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с. — *Abu-Shakra S., Miah A. A., Saghir A. R.* Morphology and anatomy of branched broomrape (*Orobanche ramosa* L.) seed. — Proc. Int. Seed Test. Assoc., 1971, vol. 36, N 2, p. 251—254. — *Attawi F. A. J.* Morphologisch-anatomische untersuchungen über den Parasitimus, die Entwicklungsweise und die Structur der Haustorialordane von *Orobanche*-Arten sowie uber Samenstructuren bei *Orobanchaceae.* Giessen, Justus-Liebig-Univ. Giessen, 1977. 170 S. — *Beneš K.* On the stainability of plant cell walls with alcian blue. — Biol. Plantarum (Praha), 1968, vol. 10, N 5, p. 334—346. — *Espelie K. E., Davis R. W., Kollattukudy P. E.* Composition, ultrastructure and function of the cutin and suberin-containing layers in the leaf, fruit peel, juice-sac and inner seed coat of grapefruit (*Citrus paradisi*). — Planta, 1980, vol. 149, N 5, p. 498—511. — *Espelie K. E., Wattendorf J., Kollattukudy P. E.* Composition and ultrastructure of the suberized cell wall of isolated crystall idioblasts from *Agave americana* L. leaves. — Planta, 1982, vol. 155, N 2, p. 166—175. — *Granel de Solignac L.* Recherches de caracteres nouveaux pour la classification des Orobanchacées. — Natur. Monspel., Sér. Bot., 1970, fasc. 21, p. 75—78. — *Kadry A. E. R.* The development of endosperm and embryo in *Cistanche tinctoria.* — Bot. Not., 1955, vol. 108, N 2, p. 231—243. — *Kadry A. E. R., Tewfic H.* A contribution to the morphology and anatomy of seed germination in *Orobanche crenata.* — Bot. Not., 1956, vol. 109, N 4, p. 385—399. — *Koch L.* Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen mit besonderer Berucksichtigung ihrer Beziehungen zu den Kulturpflanzen. Heidelberg: C. Winter, 1887. 383 S. — *Krenner J. A.* The natural history of the sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.). — Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 1958, vol. 4, N 1—2, p. 113—114. — *Musselman L. J., Parker C., Dixon N.* Notes on avtogamy and flower structure in agronomically important species of *Striga* (*Scrophulariaceae*) and *Orobanche* (*Orobanchaceae*). — Beitr. Biol. Pflanzen, 1981, Bd 56, Hf 2/3, S. 329—343. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen Samen. — Linsbauer Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1926, Bd 10, S. 1—364. — *Tiagi B.* Studies in the family *Orobanchaceae.* III. A contribution to the embryology of *Orobanche cernua* Loefl. and *O. aegyptiaca* Pers. — Phytomorphology, 1951, vol. 1, N 3—4, p. 158—169. — *Wisselingh C.* Die Zellmembran. — In: Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1925, Bd 3/2, S. 1—264.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 VII 1985

УДК 620.187 : 581.33.582.572.2

Бот. журн., т. 72, № 5

Т. А. Плющ

УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОК ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА *LILIUM REGALE* И *LILIUM CANDIDUM* (*LILIACEAE*) ДО ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

T. A. PLYUSHCH. ULTRASTRUCTURE OF THE EMBRYO SAC CELLS OF *LILIUM REGALE* AND *LILIUM CANDIDUM (LILIACEAE)* BEFORE FERTILIZATION

Ультраструктура клеток зародышевого мешка *Lilium regale* и *L. candidum* во многом сходна. Для клеток яйцевого аппарата и антипод характерно значительное развитие хондриома и пластидома, элементы эндоплазматического ретикулума (ЭР) и аппарата Гольджи встречаются редко. В центральной клетке цистерны ЭР многочисленны, имеется трубчатый ЭР, митохондрий и пластид (в единице объема цитоплазмы) меньше, чем в клетках яйцевого аппарата и антиподах. В целом плотность распределения цитоплазматических органелл в зародышевом мешке у *L. regale* выше, чем у *L. candidum.*

Задачей настоящей работы было сопоставление ультраструктуры цитоплазмы микропилярного и халазального полюсов зародышевого мешка Fritillaria-типа у *Lilium regale* Wils. и *L. candidum* L.

По мнению некоторых авторов (Романов, 1963, 1965; Герасимова-Навашина, 1971; Петрова, 1977), халазальному полюсу зародышевого мешка Fritillaria-типа свойственна депрессия. Впервые эту гипотезу сформулировал И. Д. Романов (1944; цит.: по Петровой, 1977). Он предположил, что в зародышевом мешке Fritillaria-типа имеется вертикальный цитоплазматический градиент, который в самом нижнем конце его проявляется в резком изменении структуры цитоплазмы, что обусловливает аномальность ядерных делений. Какова природа цитоплазматического градиента и в чем конкретно выражается изменение состояния цитоплазмы в зоне депрессии, Романов не указывал, но можно предположить, что ультраструктура микропилярного и халазального полюсов зародышевого мешка Fritillaria-типа различна; различие проявляется прежде всего в меньшей насыщенности халазального полюса органеллами цитоплазмы или наличии на этом полюсе признаков ее локального автолиза. Чтобы проверить это предположение, было проведено электронно-микроскопическое исследование зародышевого мешка Fritillaria-типа у *L. regale* и *L. candidum*. Несмотря на значительное число электронно-микроскопических работ, посвященных семяпочке видов рода *Lilium* (Rodkiewicz, Mikulska, 1965, 1967; Mikulska, Rodkiewicz, 1967; Williams et al., 1973; de Boer-de Leu, 1978a, b; Кордюм и др., 1980), тонкое строение клеток его зародышевого мешка изучено недостаточно, а данные по ультраструктуре антипод в зародышевом мешке до оплодотворения вовсе отсутствуют.

Материал и методика

Фрагменты завязей *L. regale* и *L. candidum* фиксировали 3 %-м раствором глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере 6 ч и постфиксировали 2 %-м раствором OsO_4 12 ч при температуре +6°. Обезвоживание фиксированного материала и заключение в эпон 812 проводили по стандартной методике. Ультратонкие срезы, окрашенные уранил-ацетатом (5—15 мин) и цитратом свинца (10—20 мин), просматривали и фотографировали в электронном микроскопе JEM-100 B. Морфометрическую обработку электронограмм клеток зародышевого мешка выполняли, согласно Киселевой с соавторами (1974). При подсчете рибосом учитывали все видимые рибосомы на определенном участке среза.

Результаты исследования

Lilium regale. Клетки яйцевого аппарата располагаются на одном уровне и примыкают к стенке зародышевого мешка широким основанием. Строение клеток яйцевого аппарата сходно, яйцеклетка и синергиды в нем морфологически не различимы (табл. I, *1*). Ядро занимает центральное положение в клетке. Его хроматин преимущественно диффузный, нуклеоплазма электронно-прозрачная, контур оболочки волнистый, расстояние между порами оболочки в среднем равно 0.2 мкм, число ядрышек варьирует. В цитоплазме в количественном отношении преобладают митохондрии и пластиды (см. таблицу; табл. I, *2*), имеющие слаборазвитую внутреннюю мембранную систему, кристы в митохондриях и ламеллы в пластидах единичны, на многих срезах органелл они вовсе отсутствуют (табл. I, *3*). Пластиды имеют чашевидную форму и не содержат крахмал. ЭР развит крайне слабо, представлен единичными цистернами с редко расположенными на них рибосомами. Диктиосомы малочисленны, состоят из 5—6 цистерн, продуцирующих небольшое число мелких электронно-прозрачных пузырьков. Все органеллы распределены в объеме цитоплазмы равномерно, но иногда встречаются зоны, лишенные органелл. Плотность рибосом низкая, в основном они представлены моносомами. Присутствуют липидные капли и кристаллы белка (вирусы?). Клетки полностью окружены полисахаридными оболочками. В зоне контакта клеток друг с другом и с центральной клеткой оболочки содержат плазмодесмы.

В центральной клетке полярные ядра, различающиеся по уровню плоидности, морфологически идентичны: содержат преимущественно диффузный хроматин, имеют многочисленные ядрышки с равномерно распределенными гранулярным и фибриллярным компонентами, волнистый контур оболочки, среднее расстояние между порами которой 0.2 мкм. Вокруг халазального полярного ядра сосредоточено больше цитоплазмы, чем вокруг микропилярного, но плотность распределения цитоплазматических органелл в микропилярном и халазальном участках цитоплазмы сходна. В цитоплазме центральной клетки содержится меньше митохондрий и пластид относительно ее общего объема, чем в цитоплазме клеток яйцевого аппарата, и они располагаются преимущественно вблизи ядер и вдоль оболочки клетки. Иногда встречаются скопления митохондрий, среди которых другие органеллы цитоплазмы крайне малочисленны. Аппарат Гольджи в центральной клетке, как и в клетках яйцевого аппарата, Парциальный объем органелл и включений в цитоплазме (%), число рибосом в клетках зародышевого мешка *Lilium regale*

Органеллы и включения	Клетки яйцевого аппарата	Центральная клетка	Антиподы
Митохондрии	12.1 ±0.87	4.24 ±0.53	8.46 ±0.81
Пластиды	12.6 ±0.40	2.98 ±0.52	20.7 ±0.82
Диктиосомы	0.16 ±0.32	0.096 ±0.013	0.30 ±0.046
Цистерноидный ЭР	0.033 ±0.0068	1.6 ±0.096	0.125 ±0.117
Трубчатый ЭР	0.101 ±0.056	0.95 ±0.11	1.3 ±0.15
Кристаллы белка	0.95 ±0.24	2.57 ±0.50	1.0 ±0.344
Липидные капли	3.3 ±0.31	2.9 ±0.32	2.3 ±0.73
Рибосомы	503 ±26	611 ±25	749 ±31
Общий объем органелл цитоплазмы	24.99	9.86	30.88

слабоактивный. Для центральной клетки характерно значительное развитие гранулярного цистерноидного ЭР (табл. I, *4*), который сосредоточен в центральных участках цитоплазмы, где группы параллельно ориентированных относительно друг друга цистерн формируют многочисленные тяжи и образуют замкнутые структуры, имеющие на срезах вид колец. При этом изолированная в кольцах цитоплазма по плотности распределения рибосом, как правило, не отличается от цитоплазмы, расположенной снаружи от колец (табл. I, *4*). Кроме цистерноидного ретикулума, в центральной клетке наблюдается трубчатый агранулярный ретикулум. Его элементы встречаются по всей цитоплазме и образуют редкие, но крупных размеров скопления. Рибосомы (моносомы) малочисленны. Имеются липидные капли и многочисленные кристаллы белка (табл. I, *4*, *5*). Строение цитоплазматических органелл в центральной клетке такое же, как и в клетках яйцевого аппарата.

В антиподах ядра имеют различную структуру (табл. I, *6*). В верхней антиподе ядро удлиненной формы, лопастное, с диффузным хроматином, многочисленные ядрышки имеют развитые гранулярный и фибриллярный компоненты, расстояние между порами оболочки 0.2 мкм. В двух нижних антиподах ядра округлые, с ровным профилем оболочки, содержат многочисленные крупные глыбки конденсированного хроматина. В ядрах присутствуют вакуолеобразные зоны, ядрышки не отмечены. По всей видимости, при светооптических исследованиях эти ядра описываются как пикнотические. Плотность расположения митохондрий и пластид в антиподах выше, чем в других клетках зародышевого мешка (см. таблицу). Также выше активность аппарата Гольджи. Цистерны ЭР малочисленны, присутствуют элементы трубчатого агранулярного ретикулума. Структура органелл и состав включений в антиподах такие же, как в других клетках зародышевого мешка. Полисахаридные оболочки, разделяющие антиподы и центральную клетку, содержат редкие плазмодесмы. Кроме того, очень редкие плазмодесмы обнаружены в участке оболочки зародышевого мешка, окружающем антиподы.

Lilium candidum. Число исследованных зародышевых мешков у этого вида было меньше, чем у *L. regale*, поэтому данные их морфометрического анализа не сведены в таблицу, а приводятся в тексте.

Яйцевой аппарат у *L. candidum* в отличие от *L. regale* дифференцирован (табл. II; табл. III, *1*). Яйцеклетка и синергиды различаются по структуре ядра, цитоплазмы и клеточных оболочек. Ядро яйцеклетки имеет округлую форму с ровным контуром оболочки, преимущественно диффузный хроматин, электронно-прозрачную нуклеоплазму. Органеллы цитоплазмы немногочисленны и сконцентрированы вокруг ядра. Цистерны ЭР и диктиосомы встречаются крайне редко. Хондриом занимает 3.2 % объема цитоплазмы, а пластидом — 4.7 %. Число рибосом в 1 мкм^2 приблизительно равно 300. Запасные вещества представлены липидными каплями (2.2 % объема цитоплазмы) и крахмалом. Белковые кристаллы отсутствуют. Полисахаридная оболочка хорошо заметна лишь в базальной половине яйцеклетки, где ее толщина равна 0.15 мкм. На большом протяжении зоны соприкосновения яйцеклетки и смежных клеток полисахаридное вещество между плазмалеммами трудно различимо и создается впечатление контакта плазмалемм, следующих строго параллельно друг другу.

В синергидах ядро удлиненной формы, лопастное, плотность его нуклеоплазмы выше, чем в ядре яйцеклетки, но хроматин также в основном диффузный. Хондриом и пластидом развиты в значительно большей степени, чем в яйцеклетке (соответственно 4.7 и 11.7 % объема цитоплазмы), но диктиосомы и цистерны ЭР также крайне малочисленны. Присутствует трубчатый ретикулум (1 % объема цитоплазмы). В 1 мкм^2 цитоплазмы содержится приблизительно 600 рибосом. Липидные капли в цитоплазме занимают 0.5 % ее объема. Полисахаридная оболочка синергид в различных участках имеет различную толщину. В зоне контакта синергид с яйцеклеткой она, как уже отмечалось, очень тонкая, плазмалеммы практически соприкасаются друг с другом, тогда как в зоне контакта синергид с центральной клеткой толщина полисахаридной оболочки равна 0.2—0.25 мкм.

Ультраструктура центральной клетки *L. candidum* во многом сходна с ультраструктурой центральной клетки *L. regale*. Органеллы занимают в цитоплазме следующие объемы: хондриом — 3.8, пластидом — 4.4, аппарат Гольджи — 0.13, цистерноидный ЭР — 1, трубчатый ЭР — 1, липидные капли — 0.64 %, число рибосом в 1 мкм^2 равно 575.

Ядра двух верхних антипод лопастные, содержат несколько крупных ядрышек, часть их хроматина находится в конденсированном состоянии, при этом в ядре средней антиподы конденсированного хроматина больше, чем в ядре верхней (табл. III, *2*, *3*). Кроме крупных ядер, в антиподах присутствуют очень мелкие ядра с высокой степенью конденсации хроматина. Как правило, они наблюдаются в средней и нижней антиподах. В исследованных зародышевых мешках вакуолизация антипод была различной. В антиподах с меньшей вакуолизацией хондриом занимает 3.5, пластидом — 9.5, липидные капли — 3 % объема цитоплазмы. В антиподах с большим количеством крупных вакуолей хондриом составляет 7.5, пластидом — 15.9, липидные капли — 7.5 % объема цитоплазмы. Аппарат Гольджи и цистерноидный ЭР в антиподах *L. candidum* слабо развиты, как и в антиподах *L. regale*. Трубчатый ретикулум более многочислен. В сильно вакуолизированных антиподах трубчатый ретикулум занимает 60—70 % гиалоплазмы, которая свободна от других органелл. Обращает также на себя внимание, что у *L. candidum* оболочка зародышевого мешка в халазальной части, окружающей антиподы, значительно толще, чем в других участках, плазмодесмы в ней отсутствуют.

Обсуждение результатов

В зародышевом мешке *L. regale* и *L. candidum* клетки яйцевого аппарата дифференцированы различным образом. У *L. regale* эти клетки морфологически не различимы. У *L. candidum* яйцеклетка и синергиды четко выявляются. Можно предположить, что зародышевые мешки *L. regale* и *L. candidum* исследовали на разных стадиях развития: более ранней у *L. regale* и более поздней у *L. candidum*. Однако, по всей видимости, это не так. В электронном микроскопе было просмотрено большое число зародышевых мешков *L. regale*, среди которых отмечено много дегенерирующих, очевидно, неоплодотворенных. Одновременно в интактных зародышевых мешках *L. regale* наблюдали только недифференцированный яйцевой аппарат. В электронно-микроскопической работе Е. Л. Кордюм с соавторами (1980) также указывается, что у *L. regale* до оплодотворения морфологическое различие между яйцеклеткой и синергидами почти не выражено, в зрелом зародышевом мешке ультраструктура яйцеклетки и сохраняющейся синергиды подобна. В книге Т. Ф. Петровой (1977) содержатся сведения, основанные на светооптических данных о том, что у *L. regale* яйцеклетка среди клеток яйцевого аппарата не дифференцирована, у *L. candidum* яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки и двух синергид. Поэтому мы склонны считать, что в настоящей работе зародышевый мешок *L. regale* и *L. candidum* исследовали на сходной стадии развития и данные, полученные по двум видам, можно сопоставлять. Одновременно мы не исключаем возможности того, что пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок видов рода *Lilium* на более поздней стадии его развития, чем та, которая описана в настоящем сообщении.

Согласно полученным данным, ультраструктура цитоплазмы клеток зародышевых мешков *L. regale* и *L. candidum* во многом сходна. Для клеток яйцевого аппарата и антипод характерно значительное развитие хондриома и пластидома, элементы ЭР и аппарата Гольджи встречаются редко. В центральной клетке цистерны ЭР многочисленны, имеется трубчатый ЭР, митохондрии и пластиды (в единице объема цитоплазмы) в меньшем количестве, чем в клетках яйцевого аппарата и антиподах. Во многом также подобна структура цитоплазматических органелл. Одновременно с этим по некоторым признакам зародышевые мешки *L. regale* и *L. candidum* различаются. Как уже указывалось, они характеризуются различной степенью дифференциации яйцевого аппарата. Структура ядер антипод у *L. candidum* более схожа, чем у *L. regale*. В халазальной части зародышевого мешка *L. candidum* оболочка утолщена, что не отмечено у *L. regale*. Кроме того, плотность распределения цитоплазматических органелл в клетках зародышевого мешка *L. candidum* ниже, чем в зародышевом мешке *L. regale*; зародышевые мешки различаются по включениям и запасным веществам: во всех клетках зародышевого мешка *L. regale* присутствуют липидные капли и белковые кристаллы, крахмал отсутствует, у *L. candidum* имеются крахмал (крахмальные зерна мелкие, кроме них, в пластидах присутствует большое число осмиофильных глобул (табл. III, *4*)) и липидные капли, но отсутствуют белковые кристаллы.

При сопоставлении данных по ультраструктуре зародышевого мешка видов рода *Lilium*, полученных нами и другими авторами, особое внимание обращает на себя расхождение в описании строения оболочек клеток яйцевого аппарата *L. regale*. Мы наблюдали, что у *L. regale* клетки яйцевого аппарата по всей поверхности окружены полисахаридными оболочками, тогда как Кордюм с соавторами (1980) сообщает, что в клетках яйцевого аппарата *L. regale*, как и у многих других покрытосеменных, клеточная оболочка присутствует только в базальной половине клеток, тогда как их апикальные концы окружены одними плазмалеммами. Возможно, что эти авторы яйцевой аппарат *L. regale* изучали на более позднем этапе развития, чем мы, когда толщина его полисахаридных оболочек в апикальной части была минимальной, что, например, мы наблюдали у яйцеклетки *L. candidum*. Вероятно, в процессе развития клеток яйцевого аппарата *L. regale* их полисахаридные оболочки утоньшаются. Аналогичное утоньшение полисахаридных оболочек отмечено в клетках яйцевого аппарата *Spinacia oleracea* (Wilms, 1981) и *Epipactis atrorubens* (Savina, Zhukova, 1983). У этих видов на ранних этапах развития клетки яйцевого аппарата полностью окружены полисахаридными оболочками, как и у *Epidendrum scutella* (Cocucci, Jensen, 1969). В ходе дифференциации клеток яйцевого аппарата *S. oleracea* и *E. atrorubens* их полисахаридные оболочки в апикальных концах утоньшаются и контакт этих клеток и центральной клетки осуществляется через плазмалеммы. Изменение в строении оболочек клеток яйцевого аппарата в процессе развития отмечено также у ячменя (Cass, 1981). Эти наблюдения еще раз подтверждают положение о том, что отсутствие или минимальная толщина полисахаридных оболочек на апикальных концах клеток яйцевого аппарата (перед оплодотворением) у покрытосеменных являются закономерными. Такая структура может быть изначальной или вторичной, возникающей в результате резорбции полисахаридных оболочек, присутствовавших на ранних этапах развития клеток.

Сравнивая в основных чертах ультраструктуру клеток зародышевого мешка *L. regale*, *L. candidum* и других исследованных в этом отношении растений, следует отметить, что у *L. regale* и *L. candidum* наряду с признаками, характерными для многих покрытосеменных, такими как наличие в ядрах всех клеток, за исключением антипод, преимущественно диффузного хроматина, характерный тип пластид (лейкопласты), слабое развитие ЭР в яйцеклетке (d'Alascio-Deschamps, 1973; Vannereau, 1978; Tilton, Mogensen, 1979; Wilms, 1981, и др.) и, напротив, значительное в центральной клетке (Плиско, 1971; Герасимова-Навашина, Гуляев, 1973; Schulz, Jensen, 1973; Newcomb, 1973, и др.), выявляются признаки, характерные для зародышевых мешков *L. regale* и *L. candidum*. К ним прежде всего следует отнести отсутствие в клетках яйцевого аппарата типичной поляризации и специфику строения цитоплазмы синергид — у многих видов в синергидах наблюдаются значительное развитие ЭР и высокая активность аппарата Гольджи, что не характерно для синергид *L. candidum*. Среди других специфических признаков можно отметить низкую активность аппарата Гольджи и относительно низкую плотность распределения рибосом во всех клетках зародышевого мешка *L. regale* и *L. candidum*.

Анализ полученных данных свидетельствует о том, что у *L. regale* и *L. candidum* цитоплазма халазального полюса зародышевых мешков более «активна», чем микропилярного. Так, антиподы характеризуются более высокой плотностью распределения органелл, чем клетки яйцевого аппарата; на халазальном полюсе центральной клетки больше цитоплазмы, чем на микропилярном, и интенсивных процессов локального автолиза цитоплазмы ни в центральной клетке, ни в антиподах не обнаружено. Возможно, что более «активный» вид цитоплазмы халазального полюса зародышевого мешка связан с триплоидностью его ядер, тогда как на микропилярном полюсе ядра гаплоидные. Однако проведенное нами исследование мегаспороцита и ценоцитного зародышевого мешка (неопубликованные данные) также не обнаружило наличия на их халазальном полюсе меньшего числа органелл, чем на микропилярном, ультраструктура обоих полюсов была одинаковой. Таким образом, данные по ультраструктуре зародышевых мешков *L. regale* и *L. candidum* не дают оснований считать, что его халазальному полюсу свойственна депрессия и что окружающие условия обусловливают аномальность ядерных делений. Интересно, что разные антиподы *L. regale* и *L. candidum* имеют разную структуру ядер, в то время как по строению цитоплазмы они не отличаются.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимова-Навашина Е. Н. Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые его теоретические аспекты. — В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев: Наук. думка, 1971, с. 113—152. — *Герасимова-Навашина Е. Н., Гуляев В. А.* Некоторые данные по ультраструктуре клеток зародышевого мешка *Crepis capillaris* (L.) Wallr. после опыления. — Бюл. ГБС АН СССР, 1973, вып. 89 (С), с. 14—20. — *Киселева Е. В., Шилов А. Г., Христолюбова Н. Г.* Методы оценки основных стереологических параметров. — В кн.: Применение стереологических методов в цитологии. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР, 1974, с. 33—53. — *Кордюм Е. Л., Недуха Е. М., Сидоренко П. Г.* Структурно-функциональная характеристика растительной клетки в процессах дифференцировки и дедифференцировки. Киев: Наук. думка, 1980. 111 с. — *Петрова Т. Ф.* Цитоэмбриология лилейных. М.: Наука, 1977. 213 с. — *Плиско М. Н.* Электронно-микроскопическое исследование особенностей мегагаметогенеза у *Calendula officinalis* L. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 5, с. 582—598. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Peperomia blanda* (*Piperaceae*). — Укр. бот. журн., 1982, т. 39, № 4, с. 88—91. — *Романов И. Д.* Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. I. Виды *Rhinopetalum* и *Erythronium sibiricum*. — Цитология, 1963, т. 5, № 6, с. 623—629. — *Романов И. Д.* Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. II. Виды *Tulipa*. — Цитология, 1965, т. 7, № 1, с. 23—32. — *D'Alascio-Deschamps R.* Organisation du sac embryonnaire du *Linum catharticum* L., espèce recoltée en station naturelle; étude ultrastructurale. — Bul. Soc. Bot. Fr., 1973, t. 120, N 5—6, p. 189—200. — *Cass D. D.* Structural relationships among central cell and egg apparatus cells of barley as related to transmission of male gametes. — Acta Soc. Bot. Polon., 1981, vol. 50, N 1—2, p. 177—180. — *Cocucci A. E., Jensen W. A.* Orchid embryology: the mature megagametophyte of *Epidendrum scutella*. — Kurtziana, 1969, vol. 5, p. 23—38. — *De Boer-de Jeu M. J.* Megasporogenesis. A comparative study of the ultrastructural aspects of megasporogenesis in *Lilium*, *Allium* and *Impatiens*. — Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen, Nederland, 1978a, N 16. 128 p. — *De Boer-de Jeu M. J.* Ultrastructural aspects of megasporogenesis and initiation of megagametogenesis of *Lilium*. — Bul. Soc. Bot. Fr., 1978b, t. 125, N 1—2, p. 175—181. — *Mikulska E., Rodkiewicz B.* Ultrastructure of the maturing embryo sac of *Lilium regale*. — Acta Soc. Bot. Polon., 1967, vol. 36, N 3, p. 555—566. — *Newcomb W.* The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization. — Canad. J. Bot., 1973, vol. 51, p. 863—878. — *Rodkiewicz B., Mikulska E.* Electron microscope observations of endoplasmic reticulum in *Lilium megasporocyte*. — Flora, 1965, Bd 155A, N 3, S. 341—346. — *Rodkiewicz B., Mikulska E.* The micropylar and antipodal cell of the *Lilium regale* embryo sac observed with electron microscope. — Flora, 1967, Bd 158A, N 2, S. 181—188. — *Savina G. I., Zhukova G. Ya.* Ultrastructural aspects of the embryo sac development in *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult. — In: Fertilization and embryogenesis in ovulated plants—abstracts. Bratislava, 1983, p. 207—210. — *Schulz P., Jensen W. A.* Capsella embryogenesis: the central cell. — J. Cell Sci. — *Tilton V. R., Mogensen H. L.* Ultrastructural aspects of the ovule of *Agave parryi* before fertilization. — Phytomorphology, 1979, vol. 29, N 3—4, p. 338—350. — *Vannereau A.* Étude ultrastructurale du complexe micropylaire du sac embryonnaire adulte de *Plantago lanceolata* L. — Bul. Soc. Bot. Fr., 1978, t. 125, N 1—2, p. 201—205. — *Wilms H. J.* Ultrastructure of the developing embryo sac of spinach. — Acta

Bot. Neerl., 1981, vol. 30, N 1—2, p. 101—122. — *Williams E.*, *Heslop-Harrison J.*, *Dickinson H. G.* The activity of the nucleolus organizing region and the origin of cytoplasmic nucleoloids in meiocytes of *Lilium*. — Protoplasma, 1973, vol. 77, N 1, p. 79—93.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 28 X 1985.

УДК 581.8 : 582.738 : 58.057

Бот. журн., т. 72, № 5

**З. А. Новрузова, А. А. Алиев, У. К. Алекперов,
А. Л. Машинский, Н. М. Чапари, Г. К. Рагимова**

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОРГАНОВ ПРОРОСТКОВ *PISUM SATIVUM* (*FABACEAE*), ВЫРАЩИВАЕМЫХ В УСЛОВИЯХ РЕАЛЬНОГО КОСМИЧЕСКОГО ПОЛЕТА

Z. A. NOVRUSOVA, A. A. ALIYEV, U. K. ALEKPEROV, A. L. MASHINSKY, N. M. CHAPARI, G. K. RAGIMOVA. COMPARATIVE ANATOMICAL ANALYSIS OF THE SEEDLING ORGANS OF *PISUM SATIVUM* (*FABACEAE*) CULTIVATED UNDER REAL SPACE FLIGHT CONDITIONS

В условиях космического полета растения не претерпевают качественных изменений, за исключением снижения степени склерификации или ее исчезновения. Отмечены отличные от контроля качественные изменения у опытных образцов по длине, ширине и толщине листочка, диаметру корня, стебля и его сосудов.

В связи с тем, что в реальном космическом полете действует ряд факторов, с которыми живая система не сталкивалась в процессе своего эволюционного развития, возникает проблема выяснения особенностей ее ответной реакции на смену условий существования, неадекватных эволюционно адаптированным.

Целью настоящего исследования являлось морфолого-анатомическое исследование 29-дневных проростков *Pisum sativum* L., культивируемых на борту станции «Салют-7» по программе «Оазис 1-АМ» и контрольных, выращиваемых на Земле в светоблоках в аналогичных условиях с учетом температуры, влажности воздуха и освещения.

Методика исследования

Препараты листьев, стебля и корня проростков высотой 18—20 см для микроскопического анализа готовили согласно методике М. Н. Прозиной (1960); серийные срезы, анатомическое описание и микроскопические измерения производили по общепринятым методам (Макеева, 1948; Яценко-Хмелевский, 1954; Василевская, Бутник, 1981). Исследования проведены на микроскопах МБИ-3 и МБИ-6. Статистическая обработка результатов анализа осуществлена методом вариационной статистики (Леонтьев, 1952).

Результаты и обсуждение

Лист. Морфолого-анатомический качественный анализ срезов листьев не выявил существенных различий в структурной организации опытных и контрольных проростков гороха. Тип листа амфистоматический; мезофилл слабо дорсивентральный. Палисадная ткань слабо развита и располагается рыхло; губчатая ткань развита, состоит из удлиненных, горизонтально расположенных клеток. На поперечном срезе эпидермальные клетки листьев однородные, мелкие, покрыты тонким слоем кутикулы.

Проводящая система листа развитая; проводящие пучки медианной жилки состоят из протофлоэмы и протоксилемы. Пучок окружен крупными клетками паренхимной ткани. Боковые пучки состоят из 3—4 радиальных рядов, по

1—2 сосуда в каждом ряду, и окружены одним слоем мелких паренхимных клеток. Боковые пучки второго порядка состоят из протофлоэмы и протоксилемы.

На парадермальном срезе эпидермальные клетки слегка удлиненные или овальные со слабоизвилистыми оболочками; устьица окружены паренхимными клетками, отличающимися от эпидермальных очертаниями и относительно малыми размерами. Тип устьиц актиноцитный.

Стебель. Поперечные срезы стебля готовили из нижней (на высоте 0.5—1.0 см) его части и на высоте 12 см. Сравнительный анализ срезов не выявил существенных качественных различий в развитии структурных элементов стеблей контрольных и опытных образцов. На срезах, изготовленных из нижней части стебля, под эпидермой паренхимное кольцо и широкое кольцо коровой паренхимы из многоугольных однородных клеток. В центральной части стебля располагается стела из 7—8 проводящих пучков; межпучковая ткань состоит из 2—8 слоев лучевой паренхимы. Пучки коллатерального типа с равномерно развитыми первичной флоэмой и ксилемой. Каждый пучок покрыт надфлоэмной склеренхимой.

На высоте 12 см стебель покрыт эпидермой с тонким кутикулярным слоем. Колленхимное кольцо из 2—3 слоев клеток. Основная ткань представлена многоугольными паренхимными клетками, которые в центростремительном направлении увеличиваются в размерах, достигая максимума в центре. Число проводящих пучков на этом уровне развития стебля у опытных и у контрольных равно 10. Как видно, в процессе развития и формирования стебля увеличивается число проводящих пучков. Увеличение числа и размеров клеток сердцевинной паренхимы соответствует таковым и в коровой паренхиме. Формируется колленхимное кольцо. В каждом проводящем пучке наблюдаются относительно более развитая ксилема и менее развитая флоэма, что происходит за счет дифференциации вторичных ксилемных элементов. Формируется склеренхимная обкладка, которая по степени склерификации клеток различается у опытных и контрольных образцов. Различия наблюдаются в проводящих пучках стебля, причем в срезах, изготовленных из нижней части стебля, они менее отчетливы, чем из стебля на высоте 12 см. В опытных образцах склеренхимные обкладки состоят из клеток с тонкими стенками, тогда как в контрольных образцах стенки утолщенные. Различия в склерификации подтверждаются при окрашивании срезов сафранином.

Корень. Сравнительный анализ поперечных срезов корня опытных и контрольных также не выявил существенных качественных различий. Корень покрыт однослойной эпидермой, состоящей из мелких клеток. Экзодерма представлена одним слоем клеток, первичная кора — 4—5 слоями паренхимных клеток. Самый внутренний слой коры дифференцирован как эндодерма, под которой расположен перицикл.

Центральный цилиндр (стела) включает проводящие ткани и перицикл, состоящий из тонкостенных меристематических клеток, из которых возникают боковые корни. В проводящей системе корня флоэма в форме тяжей расположена под перициклом. Ксилема образует отдельные тяжи, чередующиеся с тяжами флоэмы. Отчетливо выделяется протоксилема.

Обобщая результаты качественного морфолого-анатомического анализа срезов листьев, стебля и корня опытных и контрольных образцов гороха можно сделать заключение, что пребывание растений в условиях эксперимента не модифицирует развития структурных элементов этих органов. Некоторые различия обнаружены лишь в степени склерификации клеток в проводящих пучках стебля.

В настоящем исследовании наряду с качественным анализом параллельно проводилось количественное — макро- и микроскопическое измерение стебля и корня у контрольных и опытных образцов гороха. Результаты многократных измерений, обработанные методом вариационной статистики, представлены в таблице.

Квадратические отклонения, вариационный коэффициент и средняя ошибка находятся в пределах нормы, а показатели точности (P, %) во всех случаях меньше 3. Следовательно, полученные среднеарифметические данные не выходят за пределы достоверности. Сравнение среднеарифметических показателей

Показатели статистических величин основных анатомических элементов органов *Pisum sativum*

Органы и их структурные элементы	Варианты	Число образцов	Среднее арифметическое	Среднее квадратическое отклонение	Средняя ошибка	Вариационный коэффициент	Показатель точности	Достоверность
Длина листочка, мм	о	20	17	1.85	0.60	10.8	2.1	4.05
	к	20	20	2.0	0.44	10	2.2	—
Ширина листочка, мм	о	20	13	1.5	0.33	11.5	2.5	5.76
	к	20	16	2.2	0.4	6.8	2.5	—
Толщина листочка, мм	о	20	82	3.2	0.70	3.6	0.8	5.05
	к	20	87	3.2	0.70	3.6	0.8	—
Диаметр								
сосудов стебля, мкм	о	30	35	5.4	1.0	15	2.8	4.46
	к	30	30	2.6	0.5	8.7	1.7	—
стебля, мм	о	30	1100	180.0	33.3	16.3	3.2	2.37
	к	30	1200	140.0	25.8	11.6	2.15	—
корня, мм	о	30	520	38.0	7.0	7.3	1.3	7.01
	к	30	600	44.0	9.0	7.3	1.5	—

Примечание. о — опыт, к — контроль.

с учетом средних ошибок анализа длины, ширины и толщины листочка, диаметра сосудов стебля и корня контрольных и опытных вариантов показало, что достоверность разницы превышает по критерию Стьюдента 0.1 %-й уровень значимости.

Сопоставление результатов количественного анализа приводит к заключению, что рост и развитие листа опытных и контрольных экземпляров осуществляются с некоторым отставанием у растений при проращивании их в условиях комплекса факторов космического полета. Сосуды стебля опытных растений характеризуются увеличенным диаметром, что, вероятно, компенсирует необходимость увеличения их высоты. Относительно малый диаметр стебля и корня у опытных образцов, видимо, связан с условиями культивирования.

Таким образом, анализ основных анатомических элементов органов проростков гороха, 29 суток культивируемых на станции «Салют-7», выявил количественные и незначительные качественные различия у опытных образцов, которые, вероятно, являются ответной реакцией растительных организмов на смену условий существования.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К., Бутник А. А. Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 7, с. 992—1001. — *Леонтьев Н. Л.* Статистическая обработка результатов наблюдений. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 104 с. — *Макеева Е. А.* К методике изучения анатомии листа. — Изв. АН УзССР, 1948, № 1, с. 42—51. — *Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 202 с. — *Яценко-Хмелевский А. А.* Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 335 с.

Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН АзССР,
Баку.

Получено 19 XII 1985.

УДК 634.12 (571.645) Бот. журн., т. 72, № 5

В. В. Пономаренко

К ВОПРОСУ ОБ АВТОХТОННОСТИ *MALUS SACHALINENSIS* (*ROSACEAE*) НА ОСТРОВЕ ИТУРУП

V. V. PONOMARENKO. ON THE *MALUS SACHALINENSIS* (*ROSACEAE*) AUTOCHTHONY IN THE ITURUP ISLAND

Обобщаются данные о *Malus sachalinensis*, произрастающей на о. Итуруп.

Восточная Азия является первичным центром происхождения и разнообразия рода *Malus* Mill. В восточноазиатском центре сосредоточено максимальное число видов яблони, равное 20, из которых 14 видов являются автохтонными, или дикорастущими, растениями, остальные встречаются только в культуре (Yü Te-tsun, Yen Chen-lung, 1956). Среди них имеются реликтовые и эндемичные виды, сохранившиеся до наших дней и представляющие научный интерес в познании эволюции, филогении и таксономии яблони.

По территории советского Дальнего Востока проходит северо-восточная граница восточноазиатского центра, к которому относятся районы Приморского края, южная часть о. Сахалин и южные Курильские острова (Ворошилов, 1966). В ботанических сводках указывается на произрастание яблони сахалинской *Malus sachalinensis* (Kom.) Juz. на островах Кунашир и Итуруп. Островная яблоня особенно интересна с точки зрения ее изоляции, экологии и биологии. Литературных данных по яблоне сахалинской мало. Ограниченное число гербарных сборов яблони с этих островов не дает полного представления об ареале, о формовом разнообразии и видовой принадлежности. Просмотр гербарного материала по *M. sachalinensis* в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР, Главном ботаническом саду АН СССР и Биолого-почвенном институте Дальневосточного центра СО АН СССР позволил установить, что он собран только на двух островах Курильской гряды — Кунашире и Итурупе. По данным Д. П. Воробьева (1963), о. Итуруп является северной границей распространения 172 видов растений, в том числе и *M. sachalinensis*. На о. Кунашир собран небольшой гербарий в двух пунктах — поселках Алехино и Головино. Основной гербарий яблони представлен с о. Итуруп. Он был собран ботаниками Д. П. Воробьевым, Н. А. Поповым, В. Ю. Баркаловым, Н. С. Пробатовой, Е. Г. Победимовой, Г. Н. Коноваловым, Т. Н. Ульяновой в разные годы. Первый гербарный лист, датированный октябрем 1946 г., собран и определен Воробьевым. Указанные на гербарных этикетках места сборов яблони свидетельствуют о том, что она занимает на Итурупе небольшую территорию. Весь гербарный материал с Итурупа можно разделить по месту произрастания яблони на 3 части: 1) образцы, собранные в пос. Курильске и его окрестностях; 2) собранные на береговой морской террасе Охотского моря, недалеко от пос. Рейдово; 3) с долины речки Курилки (здесь больше всего собрано материала).

В литературе также упоминается долина речки Курилки как место обильного произрастания дикой яблони. Воробьев (1963 : 69) при вторичном посещении острова в 1956 г. писал, что «яблоня встречается только на Итурупе, в 2—3 км от устья р. Курилки. Здесь на самом берегу узкой полосой тянутся ивняки и фрагменты тополевников, сменяющиеся зарослями бамбука. Среди них встречаются отдельные экземпляры и небольшие группы яблони *M. sachalinensis* до 12 м высоты, при диаметре 40—50 см». Ульянова при изучении растительности Итурупа в 1978 г. нашла всего несколько экземпляров яблони, а на следующий год ею «в 2 км от пос. Курильска в сторону Рейдово было обнаружено большое местообитание этого вида — яблонево-жимолостный лес, в котором произрастают сотни прекрасно развитых, высотой до 12 м, с диаметром крон до 4—4.5 м, многоствольных (в 5—8 стволов) растений *M. manshurica* (Maxim.) Kom. — яблони маньчжурской» (Ульянова, 1984 : 36).

С целью изучения островной яблони мы провели летом 1983 г. обследование о. Итуруп. Это самый большой остров Курильского архипелага площадью

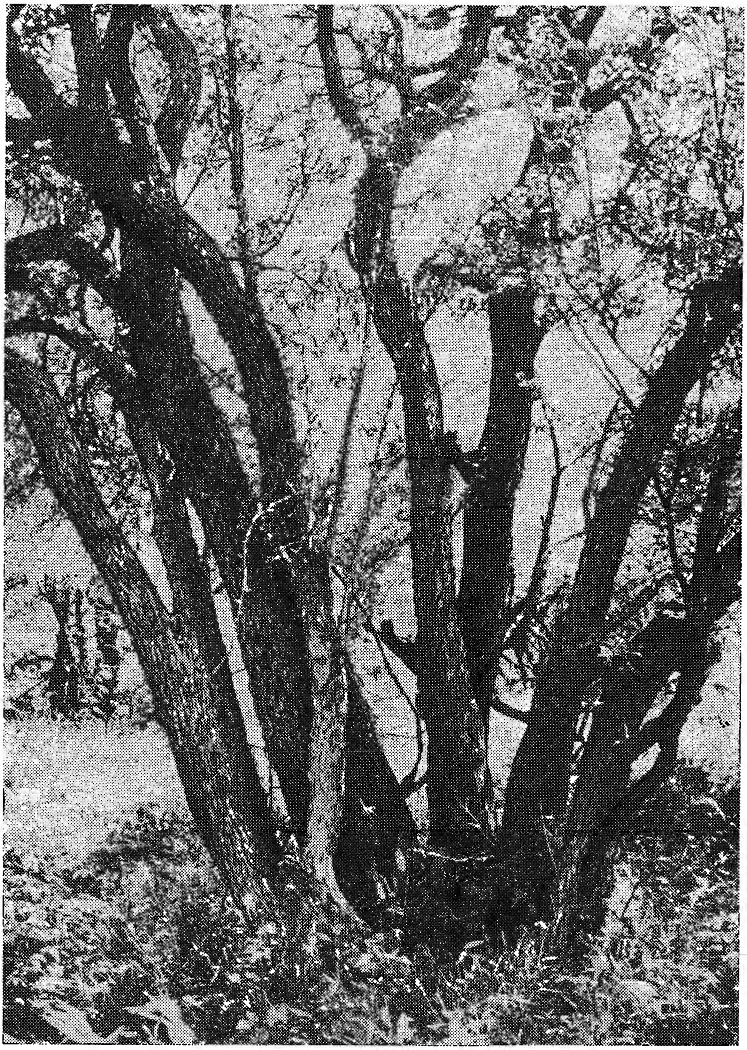


Рис. 1. Дерево *Malus sachalinensis* с 9 стволами. Долина речки Курилки.

6725 км². Он расположен в южной части гряды и состоит из вулканических массивов и горных кряжей. С одной стороны остров омывается водами Охотского моря, с другой — Тихим океаном. Пересеченный горный рельеф острова, влияние морских течений создали неоднородность климатических условий. Итуруп имеет длину 200 км и ширину от 7 до 27 км, наивысшая точка 1634 м над ур. м. — вулкан Богдан Хмельницкий, на склонах которого иногда и летом лежит снег. Флористический состав и характер растительного покрова Итурупа близок к таковым флоры Приморья, Сахалина и Японии. В его флоре насчитывается около 656 видов. Больше всего общих видов растений с о. Хоккайдо, что объясняется их географической близостью.

Нас больше всего интересовал участок речки Курилки, отмеченный Воробьевым и Ульяновой как место большого скопления яблони, где было собрано наибольшее количество гербарного материала. Эта территория находится в 1.5—2 км от пос. Курильска и тянется неширокой полосой вдоль речки. Здесь растет много старых яблонь, возраст которых около 100 лет и более, высота до 10—12 м (одно дерево имело высоту 15 м), диаметр стволов от 18.5 до 51.6 см на уровне груди. Деревья образуют редко один ствол, чаще 2—4. Мы встретили экземпляр яблони даже с 9 стволами (рис. 1). Крона деревьев загущена, ветви с колючками. Кора стволов и скелетных ветвей серая, морщинистая. Листовая

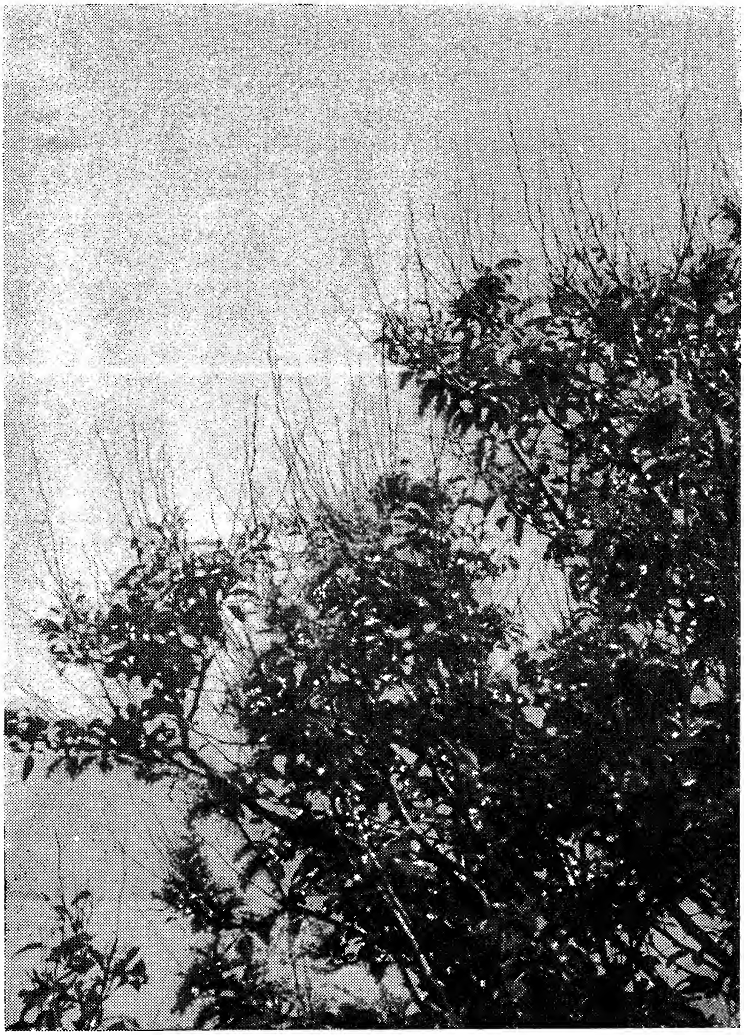


Рис. 2. Гибель прироста побегов яблони от иссушающего действия зимних ветров.

пластинка острозубчатая, с заостренной верхушкой, снизу по жилкам имеется опушение. У розеточных листьев край листа ровный до 2/3 их длины. Плоды округлой формы, около 10 мм в диаметре, красные. Размножается яблоня вегетативно, корнеотпрысками. Часто у старого дерева можно встретить молодые корнеотпрысковые побеги. На старых пнях и поврежденных стволах из спящих почек образуются волчки — жировые побеги. Семенное размножение яблони нами не отмечено. Возможно, это объясняется влиянием курильского бамбука, который образует повсеместно плотную подушку, в результате чего семена яблони не могут прорасти.

Наши наблюдения показали, что условия роста и развития яблони на острове не совсем благоприятные. Из-за плохих погодных условий 1983 г. цветение было позднее и оно закончилось только к 28 июля, поэтому плоды не успели созреть. Цветки опыляют шмели, которых на острове много, и два вида ос. Попытки развести пчел закончились неудачно из-за сильных и частых ветров. Деревья особенно страдают от зимних северных и северо-западных ветров, которые иссушают побеги. У большинства деревьев весь прошлогодний однолетний прирост длиной от 16 до 40 см был сухим (рис. 2). Известно, что на ветру побеги испаряют влагу на 20—30 % интенсивнее, чем в безветренную погоду. Усиленная зимняя транспирация приводит к гибели побегов. Иногда в нижней части годичного побега почки отрастают, и деревья принимают вид как бы подстриженных крон шаровидной формы. В сухие годы яблоня повреждается яблонной молью. Особенно сильно от нее пострадали яблони летом 1982 г., многие

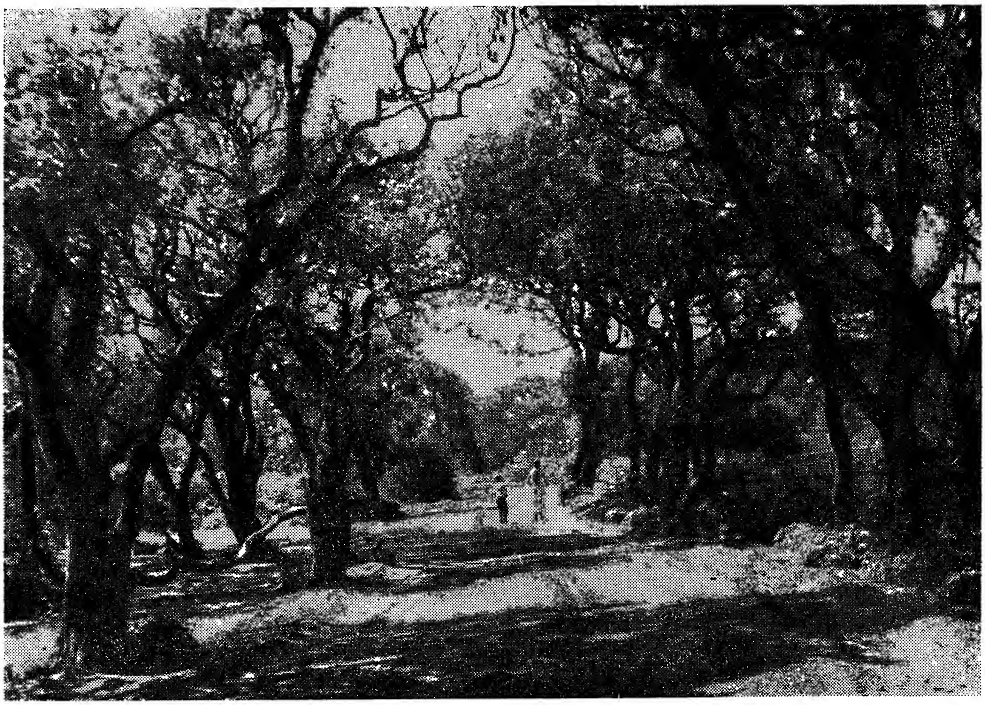


Рис. 3. Аллея из столетних деревьев яблони сахалинской на территории рыборазводного завода на о. Итуруп.

деревья были сплошь затянуты паутиной. В дождливую, холодную погоду 1983 г. повреждений молью мы не обнаружили. Не отмечено и повреждений грибными заболеваниями листьев, побегов и плодов.

Возникает вопрос, почему сохранились старые деревья несмотря на неблагоприятные условия? Дело в том, что эти яблони растут на открытых, но защищенных от ветра участках, лишенных другой растительности, вблизи домов и под защитой человека. Обследуя долину речки Курилки, мы заинтересовались тем, что деревья здесь расположены рядами, т. е. создается впечатление искусственных посадок. Яблони занимают площадь около 20 га, принадлежит эта территория Курильскому рыборазводному заводу. Старожилы нам рассказали, что здесь яблони были посажены специально. Сохранилась аллея со 100-летними деревьями яблони, посаженными по обеим сторонам дороги, идущей к рыборазводному заводу (рис. 3).

Второй обследованный небольшой участок находится на Охотском побережье в районе пос. Рейдово. Яблони здесь растут на песках и дюнах вдоль моря, из-за постоянно дующих ветров они низкорослы, прижаты к земле, имеют флаговую форму. В нескольких сотнях метров в глубь острова высота деревьев увеличивается. Возобновления яблони здесь не происходит, так как корнеотпрыски уничтожаются при выпасе скота. Как удалось выяснить, на этом месте тоже было когда-то поселение.

Нас интересовало систематическое положение яблони итурупской. Одни ботаники относят ее к виду *M. sachalinensis*, другие — к *M. manshurica*. Наши наблюдения показали, что яблоня итурупская по морфологии идентична яблоне сахалинской. Яблоню сахалинскую мы считаем подвидом яблони маньчжурской — *M. manshurica* subsp. *sachalinensis* (Juz.) Ponom. Все это подтверждает ранее опубликованные данные о яблоне сахалинской (Пономаренко, 1973).

В заключение следует отметить, что яблоня на Итурупе имеет очень ограниченный ареал и известна только из трех мест. Численность ее незначительна. Основные местообитания приурочены к местам бывших поселений, где яблоня представляет собой одичалое растение. Вероятнее всего она была занесена на о. Итуруп с о. Хоккайдо, где произрастает и в настоящее время. Поэтому нет никаких оснований считать яблоню дикорастущим видом о. Итуруп.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П. Растительность Курильских островов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 92 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Лангенфельд В. Т.* Род *Malus* Mill: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Тарту, 1970. 48 с. — *Пономаренко В. В.* Ботанико-географические и таксономические данные о *Malus sachalinensis* (Kom.) Juz. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 11, с. 1630—1641. — *Ульянова Т. Н.* Дикорастущие родичи культурных растений во флоре острова Итуруп (Курильские острова). — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1984, т. 90, с. 31—38. — *Yü Te-tsun, Yen Chen-lung.* Study on the Chinese species of genus *Malus.* — Acta Phytotax. Sin., 1956, vol. 5, N 2, p. 77—110.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 1 VIII 1986.

УДК 582.34.581.9 (571.64) Бот. журн., т. 72, № 5

Л. В. Бардунов, В. Я. Черданцева

К ФЛОРЕ МХОВ ЮЖНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

L. V. BARDUNOV, V. Ya. CHERDANTSEVA. ON SOME FEATURES OF THE MOSS FLORA FROM THE SOUTHERN KURILE ISLANDS

Характеризуется флора листостебельных мхов Южных Курил (острова Кунашир, Итуруп, Шикотан). Отмечается ее малая специфичность — около 54 % зарегистрированных здесь видов произрастает также на Хоккайдо, Южном Сахалине и в Южном Приморье. 26 % видов встречается на всех трех островах. Для ряда видов острова являются северной границей ареала. Преобладают неморальные виды.

Мы исследовали флору листостебельных мхов Южных Курильских островов (острова Итуруп, Кунашир и Шикотан) в 1978 и 1980 гг. Л. В. Бардунов производил сборы на Кунашире и Итурупе в 1978 и 1980 гг., В. Я. Черданцева — на Кунашире и Шикотане в 1978 г.

Получены обширные материалы, которые опубликованы полностью как подробно аннотированный список видов (Бардунов, Черданцева, 1984). Здесь мы хотели бы коротко изложить основные результаты исследований, дать краткую общую характеристику моховой флоры Южных Курильских островов.

В результате наших исследований, привлечения литературных данных (Horikawa, 1940; Смирнова, 1952; Абрамова, 1960; Noguchi, 1967; Абрамова, Абрамов, 1968) и небольших сборов, произведенных в разные годы на Кунашире и Шикотане О. Б. Блюмом, Н. С. Масюк и Л. И. Малышевым (сборы обработаны нами), на Южных Курильских островах зарегистрировано 228 видов листостебельных мхов.

Это количество, конечно, не является исчерпывающим. Вместе с тем несомненно, что оно охватывает бо́льшую часть флоры мхов островов, что позволяет хотя бы в предварительном плане перейти к обобщениям и произвести некоторые сопоставления. Это мы и постараемся сделать.

Основной вывод, к которому приводит изучение южнокурильской моховой флоры, — ее малая специфичность, слабое отличие от моховых флор ближайших территорий — острова Хоккайдо, Южного Сахалина и Южного Приморья. Все 4 района в бриологическом отношении изучены хоть и неравномерно, но в сопоставимых пределах. Сравнение их моховых флор представляется поэтому вполне правомерным. Материалы для сравнения — «Указатель японских мхов» (Iwatsuki, Noguchi, 1973, 1979), работа Черданцевой по Южному Сахалину (1976), наша работа по Южному Приморью (Бардунов, Черданцева, 1982а).

Сравнение показало следующее. Свыше половины выявленных на Южных Курилах видов листостебельных мхов (125 видов, около 54 %) произрастают также на Хоккайдо, Южном Сахалине и в Южном Приморье. Если южнокурильскую моховую флору сравнивать с моховыми флорами каждого из перечисленных районов в отдельности, то степень близости моховых флор окажется еще выше. Так, виды, общие с видами о. Хоккайдо, составляют во флоре мхов Южных Курил около 89 % (207 видов). Почти такой же процент — около 82 % — составляют виды, общие с видами Южного Приморья. Заметно меньше процент видов, общих с видами Южного Сахалина, хотя и он достаточно высок — около 65 % (149 видов). Вероятно, это снижение процента видов, общих с видами Южного Сахалина, связано с несколько более слабой — по сравнению с о. Хоккайдо и Южным Приморьем — бриологической изученностью Южного Сахалина.

Всего только 7 видов ни на одной из рассматриваемых территорий за пределами Южных Курил неизвестны. Курильский эндемик среди них один — *Drepanocladus kurilensis* Z. Smirn. (видовой ранг его вызывает сомнение).

Количественно флора мхов каждого из островов характеризуется следующим образом. На Итурупе выявлены 147 видов, на Кунашире — 166, на Шикотане — 104.

Флоры мхов островов близки между собой. 59 видов, или около 26 %, т. е. чуть больше четверти всего числа видов, встречаются на всех трех островах. Во флоре мхов Итурупа это составляет 40, во флоре мхов Кунашира — 35, Шикотана — около 57 %.

69 видов, или 30 % от всего их числа, встречаются на двух каких-либо островах.

Виды, встречающиеся только на одном из островов, в сумме составляют около 43 %. По каждому острову наблюдается такая картина. На о. Итуруп этих видов 36 (во флоре мхов острова они составляют около 25 %), о. Кунашир — 44 (26 %), о. Шикотан — 17 видов (16 %).

Цифры эти, конечно, предварительные, но мы полагаем, что они близки к фактическим. Во всяком случае во флорах мхов островов эти цифры, за редкими исключениями, отражают основные тенденции правильно.

Так, вряд ли можно сомневаться в том, что количественные характеристики моховых флор Итурупа и Кунашира будут близки между собой, а имеющий значительно меньшую площадь Шикотан будет иметь и заметно более бедную бриофлору.

Несомненно также, что числа видов, как и их проценты, только на о. Итуруп или только на о. Кунашир, должны быть близки между собой.

Несомненно также, что степень сходства флор мхов островов с флорой мхов о. Хоккайдо будет большей, чем с флорами мхов Южного Приморья и Южного Сахалина.

Однако в некоторых случаях полученные цифры несколько расходятся с ожидаемыми.

Так, учитывая сравнительно небольшие расстояния между островами (особенно между Итурупом и Кунаширом) и сходство условий на них, можно полагать, что процент видов, общих всем трем островам, а также каким-либо двум из них (в особенности Итурупу и Кунаширу), должен быть несколько более высоким, чем мы наблюдаем сейчас. Соответственно этому можно думать, что процент видов, ограниченных в распространении каким-либо одним островом, должен быть несколько более низким, чем отмеченный сегодня. Ниже должен быть и удельный вес таких видов во флоре мхов каждого из островов. Картина, наблюдающаяся сегодня, показывает, на наш взгляд, несколько большую дифференцированность моховых флор островов, чем можно было бы ожидать. Вероятно, несколько больше должно быть число (и выше процент) видов, общих Южным Курилам и Южному Сахалину.

В целом же цифровой материал верно отражает тенденции и общие черты флоры мхов Южных Курил.

Довольно близки между собой головные части семейственного и родового спектров всех четырех сравниваемых территорий, как это можно видеть из

Сравнение головных частей семейственного и родового спектров моховых флор Южных Курильских островов, о. Хоккайдо, Южного Сахалина и Южного Приморья

Южные Курилы	**Хоккайдо**	**Южный Сахалин**	**Южное Приморье**
		Семейства	
Dicranaceae, *Polytrichaceae* [1] *Amblystegiaceae* *Thuidiaceae* *Brachytheciaceae* *Mniaceae* *Grimmiaceae*, *Bryaceae* *Hypnaceae* *Sphagnaceae*	*Brachytheciaceae* *Dicranaceae* *Bryaceae* *Thuidiaceae* *Amblystegiaceae* *Polytrichaceae* *Hypnaceae*, *Mniaceae* *Sphagnaceae* *Plagiotheciaceae*	*Sphagnaceae* *Dicranaceae* *Brachytheciaceae* *Amblystegiaceae*, *Polytrichaceae* *Hypnaceae* *Bryaceae*, *Mniaceae* *Thuidiaceae* *Plagiotheciaceae*	*Dicranaceae* *Thuidiaceae* *Amblystegiaceae* *Trichostomaceae*, *Brachytheciaceae*, *Hypnaceae* *Bryaceae* *Mniaceae* *Polytrichaceae* *Grimmiaceae*
		Роды	
Mnium s. l. *Brachythecium* *Polytrichum*, *Sphagnum* *Pogonatum* *Bryum*, *Hypnum*, *Fissidens*, *Anomodon*, *Thuidium*, *Plagiothecium*, *Drepanocladus*, *Racomitrium*, *Dicranum*	*Sphagnum* *Brachythecium* *Mnium* s. l. *Hypnum* *Bryum* *Dicranum* *Pohlia* *Polytrichum* *Thuidium*, *Racomitrium*	*Sphagnum* *Mnium* s. l. *Dicranum* *Brachythecium* *Polytrichum* *Hypnum*, *Bryum* *Plagiothecium* *Drepanocladus* *Pogonatum*, *Anomodon*, *Campylium*, *Pylaisia*	*Mnium* s. l. *Sphagnum* *Bryum* *Plagiothecium*, *Hypnum* *Brachythecium*, *Entodon* *Dicranum* *Thuidium* *Campylium*

[1] Семейства и роды, находящиеся в одной строке, имеют по одинаковому числу видов.

таблицы. Из 10 крупнейших семейств каждой флоры 8 — общие всем четырем районам. Общих родов из 10 самых крупных — 6.

Во флоре мхов Южных Курил нет ни одного семейства, которое отсутствовало бы во флоре хотя бы одной из рассматриваемых территорий. Такое же положение наблюдается и в отношении родов.

Место, на котором находится то или иное семейство из 10 крупнейших, может быть довольно различным в разных районах. Наиболее велик здесь «разброс» у сем. *Sphagnaceae* (на Южном Сахалине — первое место, на Южных Курилах — десятое). Обращает на себя внимание устойчиво высокое место сем. *Dicranaceae* — ни в одном из четырех рассматриваемых районов оно ниже второго места не опускается. Столь большая роль этого преимущественно северного семейства (во всяком случае таковым оно может быть охарактеризовано по представленным в рассматриваемых флорах видам и родам) несколько неожиданна для тех южных регионов, о которых идет речь. Вероятно, это одно из проявлений наблюдающегося на Дальнем Востоке сдвига к югу южных границ многих сравнительно северных растений. В отношении сосудистых растений это явление хорошо известно. Известно оно и для мхов (Бардунов, Черданцева, 1982а, б).

В результате наших исследований число видов мхов, выявленных на Южных Курильских островах, возросло почти в 4 раза. При этом, естественно, обнаружились интересные географические новинки. Так, впервые на советском Дальнем Востоке были обнаружены *Amblystegium compactum* (C. Muell.) Aust. и *Grimmia montana* B. S. G. Ранее первый вид не был известен восточнее Алтая, второй — восточнее Восточного Саяна (Бардунов, 1965, 1974). Не были раньше в пределах СССР известны *Polytrichum sphaerothecium* (Besch.) C. Muell., *Mielichhoferia mielichhoferi* var. *japonica* (Besch.) Wijk et Marg., *Plagiobryum demissum* subsp. *hultenii* Ochi et H. Perss., *Isothecium hakkodense* Besch. и *Brotherella henonii* (Dub.) Fl. Сообщение о *Polytrichum sphaerothecium*, *Mielichhoferia mielichhoferi* var. *japonica* и *Isothecium hakkodense* опубликовано одним из авторов (Бардунов, 1982). Все эти виды и внутривидовые таксоны известны в Японии. Северной границей ареалов *Plagiobryum demissum* subsp. *hultenii* и *Brotherella henonii* был о. Хонсю. Все остальные были известны и на Хоккайдо (или на расположенных близ него островах Рисири). Таким образом, южнокурильские местонахождения всех названных таксонов отодвигают северные границы их ареалов, особенно это заметно у *Plagiobryum demissum* subsp. *hultenii* и *Brotherella henonii*.

Выше говорилось, что ряд видов ограничен каким-либо одним островом. Возникает вопрос, является ли это следствием недостатка знаний или же отражает фактическое положение. В ряде случаев ответить на это можно вполне уверенно и однозначно. Часто распространение вида только на одном или двух островах свидетельствует о недостаточно полной их исследованности. В особенности это касается случаев, когда сравнительно обычные виды обнаруживают неожиданную и не вполне понятную дизъюнкцию. Так, например, 33 вида, известные и на Хоккайдо, и на Итурупе, отсутствуют на Кунашире. Среди них есть виды, нередкие на Итурупе, как, например, *Fissidens japonicus* Doz. et Molk., *Schistidium alpicola* (Hedw.) Limpr., *Bryum inclinatum* (Brid.) Bland., *Thamnobryum sandei* (Besch.) Nog., *Isothecium hakkodense*. Вероятнее всего отсутствие на Кунашире этих и подобных им видов объясняется тем, что там они еще не выявлены.

Вряд ли действительно отсутствуют на Кунашире и такие виды, как *Pogonatum capillare* (Michx.) Brid., *Distichium capillaceum* (Hedw.) B. S. G., *Hymenostylium recurvirostre* (Hedw.) Dix., *Plagiopus oederi* (Brid.) Limpr., *Leskeela nervosa* (Brid.) Loeske, *Anomodon minor* subsp. *integerrimus* (Mitt.) Iwats. Хотя все они довольно редки на Итурупе, тем не менее общий характер распространения на юге советского Дальнего Востока и в Японии этих в целом сравнительно широко распространенных видов не дает оснований полагать, что они должны отсутствовать на Кунашире.

В то же время сходное распространение имеет и ряд более редких видов (редких на Итурупе, в некоторых случаях редких и на Хоккайдо). Это, например, *Polytrichum sphaerothecium*, *Mielichhoferia mielichhoferi* var. *japonica*. Не исключено, что эти и другие подобного типа виды действительно на Кунашире отсутствуют.

Есть почти такая же по размеру, как и рассмотренная (34 вида), группа видов, встречающихся или даже обычных на Хоккайдо и на Кунашире (в ряде случаев и на Шикотане), но отсутствующих на Итурупе и на Южном Сахалине. Группа эта имеет сборный характер. Немалая часть видов, скорее всего, должна со временем быть обнаружена и на Итурупе, тем более что некоторые виды встречаются севернее этого острова. Так, *Trematodon ambiguus* известен на Камчатке (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970). На Охотском побережье в пределах Магаданской обл. отмечен *Ditrichum heteromallum* (Hedw.) Brid. (Благодатских, 1981). В Сибири известны такие виды, как *Helodium paludosum* (Aust.) Broth. и *Anomobryum filiforme* (Dicks.) Solms.

Но для некоторых видов Кунашир или Шикотан являются, вероятно, северной границей ареала. *Macromitrium japonicum* Doz. et Molk. и *Brotherella henonii* неизвестны сегодня севернее Кунашира. Для *Dozya japonica* Lac., *Plagiobryum demissum* subsp. *hultenii* и *Fauriella tenuis* (Mitt.) Card. такими самыми северными известными на сегодня точками являются местонахождения на Шикотане. Учитывая характер ареалов этих видов, можно вполне определенно говорить, что известные на сегодня их самые северные местонахождения, вероятно, и в действительности самые северные. Все названные виды — за исключением *Plagiobryum demissum* subsp. *hultenii* — субтропические, северная граница ареалов большинства их на материковой части советского Дальнего Востока проходит в пределах южной части неморальной области. Вероятно, югом неморальной области ограничены их ареалы и на островах. *Plagiobryum demissum* subsp. *hultenii* имеет в целом более северный ареал и, возможно, будет обнаружен севернее.

Следующие виды неизвестны пока севернее Итурупа: *Pogonatum inflexum* (Lindb.) Par., *Fissidens adelphinus* Besch., *F. japonicus*, *Mielichhoferia mielichhoferi* var. *japonica*, *Mnium striatulum* Mitt., *M. vesicatum* Besch., *Ulota japonica* (Sull. et Lesq.) Mitt., *Isothecium hakkodense*, *Thuidium kanedae* Sak.

Все они отсутствуют (во всяком случае пока не обнаружены) также и на Южном Сахалине.

Действительно ли Итуруп является северной границей ареалов всех этих видов? Обоснованно ответить на этот вопрос трудно. Но скорее всего некоторые виды все же будут со временем обнаружены севернее. Наиболее вероятным это кажется для не особенно теплолюбивых *Polytrichum sphaerothecium* и *Mielichhoferia mielichhoferi* var. *japonica.*

Всего — по сегодняшним данным — на Южных Курильских островах проходит северная граница ареалов 13 видов, а вместе с эндемичным для Курил *Drepanocladus kurilensis* — 14.

В ботанико-географическом отношении моховая флора Южных Курил характеризуется прежде всего преобладанием неморальных видов. Они составляют 54—55 % от числа проанализированных. На втором месте — бореальный элемент, составляющий около 32 %. Субтропические виды составляют 5—6 %. Картина эта чрезвычайно близка тому, что наблюдается во флоре мхов Южного Приморья (Бардунов, Черданцева, 1982а). Участие во флоре мхов Южных Курил восточноазиатских и восточноазиатско-североамериканских видов близко участию их во флоре мхов Южного Приморья и составляет примерно 25 %. Виды с такими ареалами в основном относятся к неморальному и субтропическому элементам. Бореальные виды имеют преимущественно голарктические ареалы.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л. О мхах Курильских островов. — В кн.: Материалы по природным ресурсам Камчатки и Курильских островов. Магадан: Магадан. кн. изд-во, 1960, с. 87—97. — *Абрамова А. Л., Абрамов И. И.* Новые и интересные виды бриофлоры СССР. — В кн.: Нов. сист. низш. раст., 1968, с. 298—302. — *Бардунов Л. В.* Листостебельные мхи Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 160 с. — *Бардунов Л. В.* Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск: Наука, 1974. 107 с. — *Бардунов Л. В.* Новинки для флоры мхов СССР. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 8, с. 1148—1152. — *Бардунов Л. В., Черданцева В. Я.* Листостебельные мхи Южного Приморья. Новосибирск: Наука, 1982а. 206 с. — *Бардунов Л. В., Черданцева В. Я.* Бриофлора Южных Курильских островов. — Тез. докл. VII сессии Дальневост. регионального Совета по проблеме АН СССР «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». Петропавловск-Камчатский, 1982б, с. 13—14. — *Бардунов Л. В., Черданцева В. Я.* Материалы по флоре листостебельных мхов Южных Курильских островов. — В кн.: Систематико-флористические исследования споровых растений Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984, с. 34—53. — *Благодатских Л. С.* Листостебельные мхи Охотского побережья. — В кн.: Биология растений и флора севера Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 34—44. — *Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. М.; Л.: Наука, 1970. 824 с. — *Смирнова З. Н.* Новый вид рода *Drepanocladus* с Курильских островов. — В кн.: Бот. материалы Отдела споровых раст. БИН АН СССР. М.; Л.; Изд-во АН СССР, 1952, т. 8, с. 210—213. — *Черданцева В. Я.* Конспект флоры листостебельных мхов Южного Сахалина. — В кн.: Низшие растения Дальнего Востока: Тр. Биолого-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Нов. сер., т. 41 (144), Владивосток, 1976, с. 140—177. — *Horikawa Y.* Hepaticae and mosses of Shikotan Island. — In: Investigation in Shikotan Island the South Kuriles, 1940, p. 59—62. — *Iwatsuki Z., Noguchi A.* Index muscorum japonicarum. — J. Hattori Bot. Lab., 1973, N 37, p. 299—418. — *Iwatsuki Z., Naguchi A.* Index muscorum japonicarum supplement 1973—1978. — J. Hattori Bot. Lab., 1979, N 46, p. 235—255. — *Noguchi A.* A small collection of bryophytes made by Dr. S. Bergman in the Kuriles. — J. Jap. Bot., 1967, vol. 42, N 3, p. 85—89.

Сибирский институт физиологии и биохимии растений,
Иркутск,
Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 16 XII 1985.

УДК 581.9 (571.66) Бот. журн., т. 72, № 5

В. Ю. Нешатаев

ТРАВЯНО-КУСТАРНИКОВЫЕ ЛИСТВЕННИЧНИКИ И ЛИСТВЕННИЧНЫЕ РЕДКОЛЕСЬЯ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ

V. YU. NESHATAEV. HERB-SHRUB LARCH FORESTS AND SPARSE GROWTH LARCH STANDS IN THE EASTERN KAMCHATKA

На Восточной Камчатке в пределах Кроноцкого государственного заповедника имеется изолированное местонахождение *Larix cajanderi*. Проникновение туда лиственницы связано с континентальностью климата бассейна Кроноцкого озера, изолированного горными хребтами от морских воздушных масс. Лиственничники и лиственничные редколесья с покровом из кустарников и трав, распространенные в этом районе, отнесены к 5 ассоциациям, для которых приведены 32 описания пробных площадей.

История изучения лиственничных лесов на Камчатке подробно изложена Н. Е. Кабановым (1963), давшим классификационную схему лиственничников Камчатки. Кабанов отнес их к формации Lariceta kurilensis. Впоследствии Д. Ф. Ефремов (1973) составил определитель и схему типов леса лиственничников Камчатки для лесного хозяйства. Сообщества с лиственницей на Восточной Камчатке оставались до недавнего времени практически не исследованными (Кабанов, 1963; Остроумов, 1966; Науменко, 1977; Науменко и др., 1986).

Вопрос о видовой принадлежности лиственницы, произрастающей на Камчатке, является спорным. Одни исследователи относят ее к *Larix dahurica* Turcz. ex Trautv. (Комаров, 1927; Липшиц, Ливеровский, 1937; Биркенгоф, 1938; Стариков, Дьяконов, 1954), другие — к *L. kurilensis* Mayr (Дылис, 1961; Кабанов, 1963; Ефремов, 1973). Е. Г. Бобров (1972) рассматривает лиственницу Центральной Камчатки как *L. cajanderi* Mayr, В. Н. Ворошилов (1982) — как *L. gmelinii* var. *kamtschatica*, в «Определителе. . .» (1981) указана *L. kamtschatica* (Rupr.) Carr. Исследованные нами гербарные образцы, собранные на Центральной и Восточной Камчатке, имели соломенно-желтые неопушенные молодые побеги, отклонение чешуй от оси на зрелых сухих шишках составляло 70—90°, чешуи с отвороченными наружу краями не встречались. Эти признаки, согласно Боброву (1972), соответствуют признакам *L. cajanderi* Mayr.

На Восточной Камчатке древостои лиственницы встречаются в бассейне Кроноцкого озера по его северо-западному берегу и по долинам рек Лиственничная, Перевальная, Северная, на что указывал еще в 1901 г. К. Г. Дитмар (Кабанов, 1963), а также в долине р. Сторож (Остроумов, 1966). В 1976 и 1978 гг. Камчатская экспедиция кафедры геоботаники Ленинградского государственного университета выполнила 105 описаний пробных площадей в сообществах с лиственницей в бассейне Кроноцкого озера. Эти описания и положены в основу настоящей работы. Одновременно Минское предприятие ВО «Леспроект» провело первое лесоустройство Кроноцкого государственного заповедника, в пределах которого находится бассейн Кроноцкого озера. По данным лесоустройства, лиственничники в бассейне Кроноцкого озера занимают 4.0 тыс. га, причем большая их часть (3.8 тыс. га) представлена насаждениями с полнотой 0.3—0.4. Лиственничные редины в данном районе занимают площадь в 2.8 тыс. га (Науменко и др., 1986).

От остальной части побережья Восточной Камчатки бассейн Кроноцкого озера отделен цепью высоких вулканов, изолирующих его от влияния влажных морских воздушных масс. По данным метеостанции «Кроноцкое озеро», среднегодовая температура воздуха составляет —3.1 °С, а осадков выпадает в среднем 286 мм в год, в то время как в приморских районах Восточного побережья (по данным метеостанции «Семлячики») среднегодовая температура равна +1.7 °С, а суммарное количество осадков — 800—1400 мм в год (Справочник по климату СССР, 1966, 1968). Таким образом, по климатическим особенностям бассейн Кроноцкого озера приближается к Центральной Камчатской депрессии, для которой характерен умеренно-континентальный климат. Это и обусловливает, по нашему мнению, распространение в бассейне Кроноцкого озера лиственницы и других видов, не свойственных для остальной части Восточного побережья: *Picea ajanensis*, *Populus tremula*, *Sorbus kamtschatcensis*, *Maianthemum bifolium*, *Betula platyphylla* и др.[1] Вертикальное распределение растительности в долине р. Лиственничная, где расположена основная масса исследованных нами лиственничников, сходно с поясностью растительности Центральной Камчатской депрессии, описанной И. Н. Елагиным (1963). Растительность бассейна Кроноцкого озера подвержена периодическому влиянию вулканических пеплопадов и пожаров. По всей вероятности, пожары явились фактором, способствовавшим распространению лиственницы, поскольку она хорошо возобновляется на гарях и во взрослом состоянии может переносить беглые низовые пожары (Турков, 1963).

В настоящей работе охарактеризованы лишь лиственничники и лиственничные редколесья с покровом из кустарников и трав, встречающиеся на относительно богатых почвах. Кроме них, в исследованном районе встречаются лиственничные редколесья с покровом из кустарничков *Empetrum sibiricum*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens*, заросли кедрового стланика (*Pinus pumila*) с рединами лиственницы и сфагновые лиственничные редколесья на болотах. Растительность изучали методом опорных профилей, на которых через каждые 100 м закладывали пробные площади размерами 20×20 м в сомкнутых лесах и 40×40 м в рединах и редколесьях. Для древостоя по видам и ярусам определяли число стволов, среднюю и максимальную высоту, диаметр, сомкнутость крон. Средний возраст насаждений устанавливали по данным лесоустройства. Для нижних ярусов глазомерно определяли высоту и проективное покрытие по видам, биоморфам и ярусам. Описания хранятся в фитоценарии кафедры геоботаники Ленинградского государственного университета, копии — в Кроноцком заповеднике.

В исследованном районе сомкнутые лиственничники встречаются редко, чаще всего лиственница образует здесь редины и редколесья. Следуя Б. Н. Норину (1979), их можно рассматривать как фитохоры, представляющие собой комплексы фитоценозов и их фрагментов. Для классификации таких комплексов применимы те же принципы, методы, номенклатурные правила, что и для фитоценозов. Мы придерживаемся эколого-фитоценотического принципа классификации В. Н. Сукачева—А. П. Шенникова (Шенников, 1964). Методы выделения синтаксонов, а также некоторые номенклатурные правила изложены нами ранее (Нешатаев, 1985). На основании 41 описания мы установили 5 ассоциаций, объединенных в 4 группы ассоциаций и 2 формации. Сомкнутые лиственничники и лиственничные редколесья мы, следуя В. Б. Сочаве (1961), выделяем в разные формации.

Для ассоциаций 1, 4, 5 приведены все описания (14 из них даны в таблице, 2 — в тексте); ассоциация 2 выделена по 10 описаниям, 5 из них представлены в таблице; ассоциация 3 выделена по 15 описаниям, из которых в таблице даны 11 описаний. Ниже приводим характеристику выделенных синтаксонов.

Формация 1. Lariceta cajanderi. — Леса из лиственницы Каяндера. На Камчатке формация изучена довольно хорошо (Биркенгоф, 1938; Кабанов, 1963; Ефремов, 1973). На основном ареале, простирающемся от р. Лены до Чукотки (Бобров, 1972), формация изучена слабо (Кабанов, 1977). К ней мы относим только сомкнутые лиственничники с полнотой более 0.3 при условии, что лиственница преобладает по запасу древесины.

Группа ассоциаций 1. Lariceta cajanderi fruticoso-herbosa. — Лиственничники кустарниково-разнотравные. Синоним — Kurilensi-Lariceta fruticoso-herbosa (Кабанов, 1963).

Ассоциация 1. Laricetum cajanderi altiherbosum. — Лиственничник кустарниково-разнотравный. Синонимы: Laricetum (dahuricae) altiherbosum (Липшиц, Ливеровский, 1937), Kurilensi-Laricetum fruticoso-herbosum (Кабанов, 1963). Описания № 1—5 (см. таблицу). Ассоциация подробно описана на Центральной Камчатке (Липшиц, Ливеровский, 1937; Биркенгоф, 1938; Кабанов, 1963) и, по мнению Кабанова, является центральной ассоциацией камчатских лиственничников. Сходные сообщества описаны на юге Магаданской обл. (Котляров, 1972: № 100, 113).[2] В исследованном районе сообщества ассоциации встречаются по надпойменным террасам р. Лиственничная на высотах 375—490 м над ур. м. В отличие от центральнокамчатских описанные нами сообщества имеют более низкую производительность IV—V классов бонитета, в них, как правило, отсутствуют *Populus tremula*, *Picea ajanensis*, редко встречаются *Maianthemum bifolium*, *Sorbus kamtschatcensis*, *Crataegus chlorosarca*, что позволяет выделить особую субассоциацию calamagrostidosum (langsdorffii). В исследованном районе встречается также субассоциация с участием *Populus suaveolens* и *Chosenia arbutifolia*, приуроченная к местам контакта лиственничников с пойменными лесами — subass. populosum. К этой ассоциации мы относим также описание № 20 Кабанова (1963), выполненное в районе пос. Козыревск. Близко к ней описание № 11 И. И. Котлярова (1972). Приводим описание этой субассоциации.

---

[1] Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1981), мхов — по Л. А. Абрамовой и др. (1961), лишайников — по «Определителю лишайников СССР» (вып. 5, 1978).

Сообщество занимает площадь около 0.5 га в 150 м от русла р. Лиственничная. Древесный ярус высотой 20 м, полнотой 0.8, в составе — единичная примесь тополя и чозении, в подросте лиственница — 250 шт/га, встречен единичный экземпляр *Picea ajanensis*, единично встречается *Betula platyphylla* var. *kamtschatica*. В подлеске редкие кусты *Pinus pumila* (+),[3] обильна *Lonicera edulis* (10). Травяно-кустарничковый ярус полидоминантный (30): *Poa platyantha* (7), *Festuca altaica* (3), *Calamagrostis langsdorffii* (1), *Poa nemoralis* (+), *Trisetum spicatum* (+), *T. sibiricum* (+), *Carex pallida* (+), *Rubus arcticus* (10), *Galium boreale* (1), *Pyrola incarnata* (1), *P. minor* (+), *Solidago spiraeifolia* (+), *Chamerion angustifolium* (+), *Lathyrus pilosus* (+), *Ptarmica kamtschatica* (+), *Trientalis europaea* (+), *Allium strictum* (+). В мохово-лишайниковом ярусе (55): *Drepanocladus uncinatus* (25), *Pleurozium schreberi* (15), *Climacium dendroides* (10), *Mnium affine* (+), *Polytrichum commune* (+), *Peltigera malacea* (5), *Stereocaulon paschale* (+).

Формация 2. Sublariceta (cajanderi).[4] — Лиственничные редколесья из лиственницы Каяндера. Полнота древостоя менее 0.3, преобладает *Larix cajanderi*.

Группа ассоциаций 2. Sublariceta calamagrostidosa langsdorffii. — Лиственничные редколесья кустарниково-травяные. Обильны кустарники (до 60): *Lonicera edulis* (V, 0—40), *Spiraea stevenii* (V, 0—25), *Rosa amblyotis* (V, 0—40), реже *Spiraea salicifolia* (III, 0—50), *Salix parallelinervis* (III, 0—50), *Juniperus sibirica* (III, 0—10). Кустарнички обычно малообильны и приурочены к подкроновым участкам, обильны травы (до 90): *Calamagrostis langsdorffii* (V, 1—50), *Carex pallida* (V, 0—25), *Equisetum arvense* (V, 1—45), *Trisetum sibiricum* (V, 1—40), *Chamerion angustifolium* (V, +—50), *Saussurea pseudo-tilesii* (IV, 0—25), константны: *Poa platyantha* (V, +—5), *Festuca altaica* (IV, 0—15), *Galium boreale* (V, 0—5), *Trientalis europaea* (IV, 0—5), *Agrostis mertensii* (IV, +), мхи и лишайники малообильны.

Ассоциация 2. Sublaricetum calamagrostidosum. — Лиственничное редколесье кустарниково-травяное. Описания № 6—10 (см. таблицу). Диагностические признаки те же, что и для группы ассоциаций. Класс бонитета IV, реже III и V.

Ассоциация 3. Sublaricetum thalictrosum (minoris). — Лиственничное редколесье кустарниково-василистниковое. Описания № 11—21 (см. таблицу). Для ассоциации характерно присутствие и относительно высокое обилие *Thalictrum minus* (V, 5—25) и *Geranium erianthum* (V, +—25), отсутствующих или редко встречающихся в ассоциации 2. От последней она отличается присутствием видов № 30—42 (см. таблицу). Класс бонитета IV, реже III или V. В экологическом ряду занимает более увлажненные местообитания, чем ассоциация 2. В ассоциации выделены 2 субассоциации, дифференцируемые группой видов (виды № 43—50, см. таблицу): subass. calamagrostidosum, описания № 11,

---

[2] Видовая принадлежность лиственницы Котляровым не указана.

[3] Здесь и далее для видов, биоморф, ярусов в скобках арабскими цифрами указано проективное покрытие в процентах, римскими — классы постоянства.

[4] Видовые эпитеты, заключенные в скобки, при повторном упоминании синтаксона могут опускаться, если это не приводит к образованию омонимов.

	Фор									
	Lariceta					Sub				
	Acco									
	L. altiherbosum					S. calamagrostidosum				
	Номер									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Древостой, сомкнутость	5	5	5	5	5	4	4	4	2	3
Полнота, десятые доли	6	5	8	5	6	2	3	1	1	3
Класс бонитета по лиственнице	IV	IV	IV	III	IV	IV	IV	V	IV	V
1. *Larix cajanderi* a, b	4	4	4	4	4	2	2	2	2	3
c	—	1	—	—	+	1	—	—	+	—
2. *Betula kamtschatica* a, b	4	4	3	3	4	3	3	3	—	+
c	—	—	+	+	—	1	—	1	—	—
3. *Betula ermanii* a, b	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Подлесок, проективное покрытие	5	4	3	4	2	4	4	4	4	2
4. *Alnus kamtschatica*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5. *Pinus pumila*	—	+	—	1	—	—	—	+	—	—
6. *Juniperus sibirica*	—	—	1	+	—	+	+	2	—	—
7. *Spiraea salicifolia*	2	—	+	—	—	—	3	—	—	—
8. *Pentaphylloides fruticosa*	—	—	—	—	—	—	—	—	+	1
9. *Salix parallelinervis*	+	—	—	—	—	—	—	—	1	1
10. *Lonicera edulis*	4	4	2	2	2	2	1	3	3	1
11. *Spiraea stevenii*	—	3	1	3	+	1	—	+	1	+
12. *Rosa amblyotis*	2	2	1	1	1	2	2	+	1	+
13. *Betula exilis*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Кустарнички, проективное покрытие	—	1	—	—	—	—	—	1	1	1
14. *Vaccinium uliginosum*	—	—	—	—	—	—	—	1	+	1
15. *Empetrum sibiricum*	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
16. *Vaccinium vitis-idaea*	—	1	—	—	—	—	—	+	+	+
Травы, проективное покрытие	4	5	4	5	5	4	5	4	4	5
17. *Calamagrostis langsdorffii*	4	3	3	3	4	1	4	1	2	1
18. *Poa platyantha*	—	1	+	+	—	+	+	1	+	+
19. *Festuca altaica*	—	+	+	+	—	—	—	—	+	+
20. *Carex pallida*	2	2	1	2	+	3	—	2	3	2
21. *Equisetum arvense*	1	2	2	+	—	3	3	1	2	1
22. *Trisetum sibiricum*	2	2	1	3	—	2	1	1	4	3
23. *Chamerion angustifolium*	2	1	1	+	+	1	+	1	2	2
24. *Rubus arcticus*	1	1	1	2	+	1	1	1	+	+
25. *Saussurea pseudo-tilesii*	2	2	1	+	—	—	—	—	1	+
26. *Galium boreale*	1	1	+	+	—	+	+	+	+	+
27. *Trientalis europaea*	+	+	+	—	—	+	—	—	+	+
28. *Agrostis borealis*	—	+	—	—	—	+	+	—	—	+
29. *Pyrola incarnata*	+	+	+	—	—	—	—	+	—	+
30. *Thalictrum minus*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
31. *Geranium erianthum*	—	1	+	—	—	—	—	—	—	2
32. *Polygonum viviparum*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33. *Iris setosa*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
34. *Equisetum pratense*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
35. *Bromopsis pumpelliana*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36. *Agropyron angustifolium*	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
37. *Clematis fusca*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
38. *Filipendula palmata*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
39. *Helictotrichon dahuricum*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
40. *Lathyrus pilosus*	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+

и лиственничных редколесий

мации																			
lariceta cajanderi																			
циации и субассоциации																			
S. thalictrosum											S. salicosum		S. betulosum ermanii						
subass. calamagrostidosum	subass. thalictrosum																		
описания																			
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
2	1	4	2	3	3	3	3	2	2	2	3	3	5	4	4	4	4	4	2
1	1	3	1	2	1	2	1	1	1	1	3	1	3	3	2	2	2	1	1
IV	IV	V	IV	IV	III	IV	IV	IV	IV	IV	V	V	V	V	Va	V	V	V	Va
2	1	4	2	3	3	3	3	2	2	1	3	3	4	3	3	3	2	3	1
+	—	1	+	—	1	1	+	+	+	2	+	+	+	—	—	—	—	—	—
—	—	—	1	1	+	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	4	3	3	2	2	1
5	1	4	4	3	4	4	2	3	3	4	4	5	3	5	2	2	2	4	4
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	+	1	—	4	4
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	3	2	1	+	2	1
—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	+	—	—	1	1	1	—	+	1	+
+	—	1	+	—	+	—	—	+	1	—	+	1	—	—	—	—	—	—	—
+	+	1	2	+	+	+	—	+	+	—	+	1	+	—	—	—	2	—	—
—	2	—	2	+	3	3	1	—	—	1	4	5	3	—	—	—	+	+	+
3	2	2	3	2	1	2	2	1	2	1	+	+	1	+	1	—	1	+	2
+	2	1	1	1	+	1	+	1	+	1	—	—	1	1	1	1	+	+	2
4	2	3	2	+	1	2	1	1	1	1	—	—	+	—	—	—	1	—	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	1	—	—	—	—	—	—	—
+	—	—	2	1	+	2	+	—	1	1	3	2	+	—	—	—	2	—	—
1	—	—	1	1	—	2	+	—	+	+	3	1	+	—	—	—	2	—	—
+	—	—	1	—	—	+	—	—	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—
+	—	—	+	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	5	5	5	5	5	4	5	5	5	5	5	4	5	5	5	5	5	5	5
1	4	—	1	1	1	+	1	+	1	—	1	1	4	4	4	3	2	3	3
+	+	1	+	+	1	+	1	+	+	+	+	—	+	+	+	1	+	1	+
2	1	—	1	2	1	+	2	+	+	1	+	+	+	1	+	2	1	—	1
2	2	+	2	+	+	1	1	+	1	+	+	—	+	1	—	—	3	—	—
1	+	4	+	+	2	+	1	4	1	3	+	3	1	1	+	+	1	1	+
3	2	1	3	2	1	3	3	1	1	1	—	1	1	—	+	3	1	1	—
2	3	4	2	1	2	2	3	3	3	1	+	+	1	+	+	1	3	+	+
+	+	+	+	1	1	+	+	—	—	+	+	+	1	1	+	+	2	+	+
+	—	1	1	1	2	2	2	1	3	1	+	+	+	+	1	3	2	3	2
+	+	1	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	—
+	—	+	—	1	—	+	+	—	+	+	—	+	+	—	+	+	1	+	+
+	+	+	+	+	—	+	1	—	—	+	—	—	—	—	—	1	—	+	+
—	+	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	+	—	—	+	+	—	+	+
1	+	3	2	1	1	2	3	3	3	5	—	+	+	—	—	—	—	3	1
+	—	1	1	1	1	2	3	1	3	1	—	+	1	—	1	2	2	2	1
+	—	1	+	1	—	+	1	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	1	+
—	—	—	—	+	—	—	+	1	1	+	+	+	—	—	+	1	—	—	1
—	—	—	+	+	—	—	+	—	+	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	+	+	—
+	+	+	+	—	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+	+	+	1	1	+	+	2	+	1	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+	+	1	1	—	1	—	—	+	1	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—

										Фор
	Lariceta					Sub				
										Acco
	L. altiherbosum					S. calamagrostidosum				
										Номер
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
41. *Sanguisorba officinalis*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
42. *Alopecurus tenuis*	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
43. *Pedicularis verticillata*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
44. *Silene repens*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
45. *Sedum purpureum*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
46. *Rumex arcticus*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
47. *Ptarmica kamtschatica*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
48. *Tanacetum boreale*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
49. *Senecio campestris*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
50. *Moehringia lateriflora*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
51. *Parnassia palustris*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
52. *Calamagrostis neglecta*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
53. *Carex podocarpa*	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+
54. *Solidago spiraeifolia*	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
55. *Maianthemum dilatatum*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
56. *Veratrum oxysepalum*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
57. *Artemisia arctica*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
58. *Pyrola minor*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
59. *Diphasiastrum complanatum*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
60. *Equisetum sylvaticum*	—	2	2	3	3	—	—	+	—	—
61. *Linnaea borealis*	—	1	1	—	1	—	—	—	—	—
Мхи, проективное покрытие	+	4	3	3	+	2	1	4	4	3
62. *Pleurozium schreberi*	+	4	3	2	—	2	1	3	4	2
63. *Polytrichum commune*	—	+	1	1	—	—	1	2	3	2
64. *P. juniperinum*	—	+	—	—	—	—	—	1	—	—
65. *Dicranum majus*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
66. *Aulacomnium palustre*	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
67. *Drepanocladus uncinatus*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
68. *Sphagnum angustifolium*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
69. *Politrichum piliferum*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
70. *Brachythecium* sp. sp.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Лишайники, проективное покрытие	—	1	—	+	+	+	2	2	1	+
71. *Peltigera aphtosa*	—	1	—	+	+	+	+	2	—	+
72. *Cladina arbuscula*	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—
73. *Cladonia gracilis*	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—

Примечание. Виды, встреченные в четырех и менее описаниях (указаны номера оп
chalinensis b — 6: 1; *Alnus hirsuta b* — 28: 2; кустарники: *Spiraea sericea* — 6: 1; *Lonicera cha*
22: +; *Oxycoccus microcarpus* — 23: +; травы: *Lycopodium annotinum* — 2, 8, 24: +; *Maianth*
Pedicularis resupinata — 11, 24: +; *Phalaroides arundinacea* — 12: 2, 14: +; *Erigeron kamtscha*
+; *Heracleum dulce* — 21: +; *Polygonum tripterocarpum* — 22: +; *Hedysarum hedysaroides* — 21,
lemonium villosum — 23: +; *Senecio cannabifolia* — 23, 28: +; *Viola* sp. — 23, 29, 30: +; *Aru*
sium kamtschaticum — 30: 1; мхи: *Pohlia nutans* — 2, 11, 19, 27: +; *Hypnum cupressiforme* — 3,
26: +; *D. brevifolium* — 18: 4, 28: +; *Climacium dendroides* — 19: +, 23: 3; *Mnium* sp. 23: 1;
1; *C. cornuta* — 2, 10: +; *C. maxima* — 7, 9, 10: +; *Cladina rangiferina* — 7, 18: 1, 10, 24: +; *Ce*
cyna — 24: +; *Cladina mitis* — 30: +. Полнота определена по таблице ЦНИИЛХ, классы бо
покрытия (для деревьев — сомкнутость крон) в баллах со следующими верхними значениями

Продолжение

мации

lariceta cajanderi

циации и субассоциации

S. thalictrosum											S. salicosum		S. betulosum ermanii						
subass. calamagrostidosum		subass. thalictrosum																	
описания																			
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
+	—	+	—	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	+	+	+	—	+	—	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—
—	—	—	+	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	1	+	—	+	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	+	—	—	+	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	+	—	+	+	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	1	—	+	—	—	+	+	—	+	+
—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	+	+	+	+	+	1	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	2	+	—
+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	+	—	—	+	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	1	3	—	2	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	1	—	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	—
+	1	+	5	5	4	5	5	+	1	+	2	1	2	4	1	4	1	1	1
+	1	—	5	4	4	4	4	—	1	+	+	+	2	3	+	3	—	—	—
—	—	—	1	4	—	3	4	—	+	+	+	+	—	3	1	2	—	+	+
—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	1	—	—	—	—	—	—	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	+	1	1
—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	1	+	—
—	—	—	+	2	—	+	2	—	+	+	—	—	+	+	+	1	+	—	+
—	—	—	+	—	—	+	+	—	+	—	—	—	+	+	—	1	—	+	+
—	—	—	+	2	—	—	2	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	+	—	+	—	—

исаний и баллы проективного покрытия): деревья: *Sorbus kamtschatcensis c* — 3: +; *Salix sa-*
missoi — 28: +; кустарнички: *Ledum decumbens* — 8, 22: 1, 20, 26: +; *Andromeda polifolia* —
emum bifolium — 3: +; *Mulgedium sibiricum* — 6, 22: +; *Aconitum fischeri* — 11, 24, 29: +;
ticus — 16: +; *Melica nutans* — 17: +; *Carex* sp. — 18: +; *Filipendula kamtschatica* — 18, 27:
27, 30: +; *Angelica gmelinii* — 23: +; *Gentiana glauca* — 23: +; *Comarum palustre* — 23: +; *Po-*
ncus kamtschaticus — 28: +; *Fritillaria camschatcensis* — 29: +; *Pyrola faurieana* — 30: +; *Cir-*
13, 18, 26: +; *Dicranum affine* — 8: 1; *D. polysetum* — 5, 21, 28: +, 27: 1; *D. japonicum* — 11,
Dicranum scoparium — 24: 1; *D. acutifolium* — 25: +; лишайники: *Cladonia macroceras* — 2: +, 7:
traria laevigata — 7: +; *Peltigera canina* — 10: +; *Cladina grisea* — 20, 24: +; *Cladonia ecmo-*
нитета — по шкале М. М. Орлова; для видов, ярусов и биоморф приведены проективные
(в %): + — 0.5, 1—5, 2—10, 3—25, 4—50, 5—100.

12, subass. thalictrosum, описания № 14—21. Первая субассоциация является переходной к ассоциации 2.

Группа ассоциаций 3. Sublariceta salicosa (parallelinervis). — Лиственничное редколесье ивово-травяное. Представлена одной ассоциацией.

Ассоциация 4. Sublaricetum salicosum. — Лиственничное редколесье ивово-травяное. Синонимы: «Лиственничная марь с моховым покровом, Va класса бонитета, с подлеском из ивы, березы-ерника и голубики и травяным покровом из хвоща, осоки, ириса и различных видов мхов», «Листвяги по болоту с травяным покровом, V класса бонитета, с подлеском из голубики, курильского чая, жимолости, ивы, таволги, березы-ерника и травяным покровом из хвоща, осоки, майника, чины, злака трищетинника, костра, чихотной травы, вейника, хвоща» (Карев, 1933, цит. по Биркенгоф, 1938: 60—61). Описания № 22, 23 (см. таблицу). Древостои чистые, полнотой до 0.3, V класса бонитета. В подлеске *Salix parallelinervis* (25—60), *Betula exilis* (5—20), *Lonicera edulis* (+), *Spiraea salicifolia* (+—5). Характерно присутствие болотных видов *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus microcarpus*, *Equisetum fluviatile*, *Calamagrostis neglecta*, *Parnassia palustris*, *Eriophorum polystachion*, а также видов, обычных в Sublaricetum calamagrostidosum (виды № 17—33, см. таблицу). Моховой покров развит слабо (5—15): *Aulacomnium palustre* (1—10), *Pleurozium schreberi* (+), *Polytrichum* sp. sp. (+), *Sphagnum angustifolium* (+), *Drepanocladus uncinatus* (+), *Dicranum majus* (+—5). Ассоциация встречается на торфяных почвах по берегам ручьев, дренирующих болотный массив в устье р. Лиственничной.

Группа ассоциаций 4. Sublariceta (cajanderi) betulosa ermanii. — Смешанные каменноберезово-лиственничные редколесья. В эту группу мы объединяем сообщества с полнотой менее 0.3, с примерно равным соотношением (40—50 % по запасу) входящих в них лиственницы и березы каменной. Распространены сообщества группы на верхней границе пояса лиственничников, в месте их контакта с каменноберезняками на высотах 500—550 м над ур. м.

Ассоциация 5. Sublaricetum betulosum ermanii. — Каменноберезово-лиственничное редколесье. Описания № 24—30 (см. таблицу). Верными для этой ассоциации в исследованном районе являются *Betula ermanii*, *Pinus pumila*, *Alnus kamtschatica*, а также виды № 53—61, 69, 70 (см. таблицу), хорошо дифференцирующие ее от Lariceta cajanderi fruticoso-herbosa и Sublariceta calamagrostidosa. Для каменноберезово-лиственничных редколесий характерно наличие подлеска из кедрового и ольхового стлаников, в травяном покрове преобладает *Calamagrostis langsdorffii*, моховой ярус развит слабо.

Охарактеризуем еще одно интересное сообщество, которое ввиду его фрагментарности и редкой встречаемости мы не отнесли к определенному синтаксону. Сообщество занимает небольшой участок (площадь 1 ар) на склоне коренного берега р. Лиственничной (крутизна 20°, экспозиция юго-восточная) на высоте около 520 м над ур. м. Древесный ярус состоит из двух пологов. I полог образован лиственницей высотой 15 м (отдельные деревья — до 19 м), имеет полноту 0.2—0.3. II полог высотой 7 м и полнотой 0.6—0.7 образован *Picea ajanensis* с единичной примесью *Betula ermanii* и *B. platyphylla*. Характерен подрост ели высотой 4—5 м в числе 140 шт/га. В подлеске — отдельные кусты *Pinus pumila*. Под кронами ели травяной покров разреженный, в нем преобладает *Linnaea borealis* (10), встречаются *Trientalis europaea* (+), *Pyrola minor* (2), *Equisetum sylvaticum* (+), *Carex pallida* (7). Там, где полог ели разрежен, доминируют *Calamagrostis langsdorffii* (15), *Maianthemum dilatatum* (10), встречаются *Poa platyantha* (5), *Equisetum pratense* (3), *Chamerion angustifolium* (+), *Rubus sachalinensis* (+). Моховой покров редкий, состоит из *Dicranum polysetum* (2). В исследованном районе ель встречается редко, поэтому представляет интерес ее приуроченность к тем или иным сообществам и местообитаниям.

Описанные выше ассоциации охватывают примерно треть разнообразия лиственничников и лиственничных редколесий в бассейне Кроноцкого озера. Они включают растительность местообитаний с примерно одинаковым относительно высоким богатством почв. Ассоциации Laricetum cajanderi althoherbosum и Sublaricetum calamagrostidosum занимают наиболее теплые, хорошо дренированные местообитания по надпойменным террасам р. Лиственничной на высотах 375—490 м над ур. м. Ассоциация Sublaricetum thalictrosum приурочена к местообитаниям, испытывающим временное незначительное увлажнение, и встречается также по террасам. Ассоциация Sublaricetum salicosum связана с естественно осушенными переходными торфами, ее местообитания характеризуются обильным проточным увлажнением. Ассоциация Sublaricetum betulosum ermanii встречается на высотах около 550 м над ур. м. в местах контакта с каменноберезняками.

Характерными особенностями древостоев лиственницы в исследованном районе являются их редкостойность, низкая производительность IV—V классов бонитета в лучших почвенных условиях, а также разновозрастность и средний высокий возраст, часто превышающий 200 лет. Одной из причин редкостойности древостоев несомненно является конкуренция со стороны травяных и кустарниковых синузий, препятствующих естественному возобновлению. Очевидно, играют роль и пожары, уничтожающие подрост. Однако вопрос о причинах редкостойности лиственничников в этом районе требует дальнейших исследований. Высокий возраст и разновозрастность древостоев свидетельствуют об их относительной устойчивости.

Отметим, что бассейн Кроноцкого озера представляет собой своеобразный аналог Центральной Камчатской депрессии. Распространение лиственницы здесь, как и в центральных районах Камчатки, несомненно связано с континентальностью климата. Однако то, что лиственница находится здесь, на границе своего экологического и географического ареала, накладывает отпечаток на состав и структуру сообществ, делая их уникальными. Поэтому следует обратить особое внимание на охрану и дальнейшее изучение этих сообществ.

В заключение автор выражает сердечную благодарность участникам экспедиции, работникам заповедника, а также В. Н. Ворошилову, Л. А. Добрецовой, Н. С. Пробатовой, А. К. Скворцову и Х. Х. Трассу, оказавшим помощь в определении гербария.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. А., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 714 с. — *Биркенгоф А. Л.* Леса центральной части полуострова Камчатки. — Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская, 1938, вып. 6, с. 1—220. — *Бобров Е. Г.* История и систематика лиственниц. — Комаровские чтения, 1972, вып. 25, с. 1—95. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Дылис Н. В.* Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. (Изменчивость и природное разнообразие). М.: Изд-во АН СССР, 1961. 209 с. — *Елагин И. Н.* Экологофитоценотическая характеристика каменноберезовых лесов Центральной Камчатской депрессии. — В кн.: Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 229—258. — *Ефремов Д. Ф.* Лиственничники центральной части Камчатки (экология, типология, особенности роста и формирования): Автореф. дис. . . . канд. с.-х. наук. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1973. 34 с. — *Кабанов Н. Е.* Типы лиственничных лесов Камчатки. — В кн.: Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 12—125. — *Кабанов Н. Е.* Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. М.: Наука, 1977. 175 с. — *Комаров В. Л.* Флора полуострова Камчатки. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1927. 339 с. — *Котляров И. И.* Основные типы долинных лиственничников юга Магаданской области. — Тр. ДальНИИЛХ, 1972, вып. 14, с. 22—46. — *Липшиц С. Ю., Ливеровский Ю. А.* Почвенно-ботанические исследования и проблемы сельского хозяйства в центральной части долины р. Камчатки. — Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская, 1937, вып. 4, с. 1—250. — *Науменко А. Т.* О новом местонахождении ели *Picea ajanensis* Fisch. ex Carr. на Камчатке. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 4, с. 555—559. — *Науменко А. Т., Лобков Е. Г., Никаноров А. П.* Кроноцкий заповедник. М.: Агропромиздат, 1986. 192 с. — *Нешатаев В. Ю.* Некоторые ассоциации заболоченных сосняков Ленинградской области. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 10, с. 1363—1373. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Определитель* лишайников СССР. Вып. 5. Кладониевые — Акароспоровые. Л.: Наука, 1978. 305 с. — *Определитель* сосудистых растений Камчатской области. (Г. А. Белая, Д. П. Воробьев, Н. Н. Гурзенков и др.). М.: Наука, 1981. 410 с. — *Остроумов А. Г.* Лиственница в долине р. Сторож. — Вопр. геогр. Камчатки, 1966, вып. 4, с. 139. — *Сочава В. Б.* Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов. — Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР, 1961, вып. 27, с. 5—22. — *Справочник* по климату СССР. Камчатская обл., вып. 27, 1966. 226 с., 1968. 223 с. — *Стариков Г. Ф., Дьяконов П. Н.* Леса полуострова Камчатки. Хабаровск: Хабар. кн. изд-во, 1954. 152 с. — *Турков В. Г.* Естественное возобновление основных древесных пород среднего течения р. Камчатки и меры содействия ему. — В кн.: Леса полуострова Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 126—167. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 IV 1985.

УДК 581.8 : 0014

Бот. журн., т. 72, № 5

А. А. Яценко-Хмелевский, Л. А. Лебеденко

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ РУССКОЙ АНАТОМИЧЕСКОЙ ТЕРМИНОЛОГИИ

A. A. YATSENKO-KHMELEVSKY, L. A. LEBEDENKO. SOME PROBLEMS OF THE RUSSIAN ANATOMICAL THERMINOLOGY

Рассматриваются вопросы упорядочения русской анатомической терминологии.

Четкость и точность терминологии необходимы для развития любой науки, тем более науки описательной, где определение каждого морфологического явления существенно и для взаимопонимания между специалистами, и для возможной формализации таких наименований при вводе их в любую систему электронной или механической памяти. При этом желательно, чтобы термины эти соответствовали духу языка и не были противоречивы ни в филологическом, ни в логическом смыслах. Ниже мы даем определение и формулировку некоторых терминов, использование которых рядом авторов кажется нам неудачным или просто неправильным.

«Пора». Одна из наиболее общих характеристик растительной клетки, отличающей ее от клетки животных, наличие целлюлозной оболочки, четко отграничивающей ее контуры от соседних. Клеточная оболочка может отсутствовать у некоторых растений в определенные фазы репродуктивного развития, но, за немногими исключениями, присутствие клеточной оболочки является наиболее постоянным признаком клетки растений. Первичная клеточная оболочка непрерывна — во всяком случае в масштабах световой микроскопии, тогда как вторичная оболочка, накладывающаяся на первичную у многих клеток постоянных тканей, имеет углубления, большей частью пронизывающие ее насквозь, до первичной оболочки. Эти углубления в русской анатомической терминологии обозначаются как «поры». Оставляя пока в стороне вопрос о том, насколько удачен термин «пора», отметим, что точный смысл понятия «углубления» в первичной оболочке в анатомии растений не вполне ясен. I. Bailey был, по-видимому, первым, кто счел необходимым различать «углубления» в первичной и во вторичной оболочках. В своей работе, посвященной древесине мезозойских хвойных, обсуждая строение первичной оболочки камбиальных инициалей некоторых современных древесных растений как хвойных, так и двудольных, он отметил существование в этих оболочках утоненных участков, явным образом связанных с обменом веществ между клетками. Такие участки Bailey (1933) обозначил как «примордиальные поры» (primordial pits).

Спустя год T. Kerr и I. Bailey (1934) вернулись в статье, посвященной термину «срединная пластинка» (middle lamella), к этому вопросу после исследования древесины более 800 видов древесных растений как голо-, так и покрытосеменных и отказались от термина «primordial pit», заменив его термином «первичное поровое поле» (primary pit field). Надо отметить, что в данном случае Bailey имел дело с утоненными участками первичной оболочки, над которыми впоследствии должны были развиться окаймленные поры. Это будущее «дно поры» действительно производит впечатление «поля».

В том же году специальный терминологический комитет, образованный только что созданной Международной ассоциацией анатомов древесины («International Association of Wood Anatomists»), разработал «Словарь терминов», употребляемых при описании древесины («Glossary of terms used in describing wood»). В состав комитета вошли крупнейшие анатомы того времени — S. J. Record (председатель комитета), I. W. Bailey, G. P. Garratt, S. J. Eames, R. G. Wetmore. Именно этот «Словарь» и узаконил термин «первичное поровое поле» для тех углублений в первичной оболочке, которые достаточно четко видны в клетках камбия и дифференцирующихся его производных, еще не имеющих вторичной оболочки. Этот «Словарь» с тех пор переиздавался с некоторыми дополнениями и изменениями 2 раза, но «первичные поровые поля» оставались там без изменения («Committee on Nomenclature», 1934, 1957, 1964).

В наиболее распространенных (можно сказать «стандартных») учебниках по анатомии растений на английском языке (Esau, 1953, 1960; Fahn, 1967 et sequ) первичные поровые поля трактуются так же, как и в «Словаре». Однако совершенно очевидно, что эта терминология, достаточно четко описывая структуру камбия и древесины, остается несколько неопределенной при описании иных тканей, например листа или колеоптиля, поэтому K. Esau в двух изданиях своего несколько упрощенного учебника, рассчитанного на односеместровый курс (Esau, 1960, 1978), в качестве альтернативного термина восстанавливает старый термин «primordial pit», что в целом представляется вполне разумным.

Еще в первых работах Bailey и его учеников (Bailey, 1933; Kerr, Bailey, 1934) было показано, что «первичные поровые поля» образуются преимущественно там, где наблюдается скопление плазмодесм. Эти представления поддержали затем D. Carr (1976) и B. Juniper (1977), но более тщательное электронно-микроскопическое исследование, проведенное J. Barnett (1982), показало, что это не является общим правилом и при формировании члеников сосудов и трахеид хвойных в тех участках, где возникают поры (т. е. углубления во вторичной оболочке — Barnett избегает пользоваться термином «первичные поровые поля», хотя они достаточно отчетливо видны на его фотографиях), плазмодесмы могут отсутствовать.

В целом можно сказать, что при наличии многоязычного «Словаря» в международном масштабе, за некоторыми исключениями, о которых чуть ниже, терминологических неясностей нет. По́рой (англ. «pit», нем. «Tüpfel», франц. «ponctuation» и т. д.) следует называть углубление во вторичной оболочке, упирающееся в первичную. Утоненные места в первичной оболочке можно именовать или «первичными поровыми полями» — «primary pit fields» (и это вне зависимости от того, наблюдается ли здесь скопление плазмодесм или нет) или же «примордиальными порами» — «primordial pits», когда эти углубления, как, например, в клетках мезофилла, не создают зрительного впечатления «поля».

К сожалению, в русской анатомической литературе дело обстоит гораздо хуже. Термин «пора» как эквивалент немецкому «Tüpfel» был введен в русскую ботаническую литературу Н. Е. Цабелем (1864). Но еще в 1857 г. в сочинении К. Е. Мерклина (1857) (1821—1904 гг.), посвященному анатомии коры и древесины стебля, то, что мы ныне называем «порой», именовалось как «продушинка». Хотя большинство тех немногих писавших по-русски ботаников, которые в прошлом веке занимались анатомией растений, приняло предложенный Цабелем (1831—1910гг.) термин «пора», название «продушинка» (преимущественно в форме «продушина») бытовало в русской учебной литературе до конца столетия (Ротерт, 1897). В 1902 г. встал вопрос об упорядочении русской ботанической терминологии и В. А. Ротерт (1863—1916 гг.), сознавая крайнюю неудачность термина «пора», предложил — по аналогии с польским языком — термин «ямка», или «ямочка». Будучи не слишком благозвучными, так же как и термин «продушинка», оба термина, к сожалению, не привились.

Неудачность термина «пора» прежде всего заключается в том, что в международной терминологии по анатомии древесины имеется давно уже бытующий термин «пора» для обозначения просвета сосуда на поперечном срезе древесины покрытосеменных. При этом были стандартизованы и производные термины — «pore», «solitary pore», «pore multiple», «pore chain», «pore cluster», «diffuse-porous wood», «ring-porous wood» — термины № 90—96.[1] Кроме того, в обычной русской разговорной речи, как и в большинстве европейских языков, слово «пора» воспринимается как «отверстие», «дырка», что совершенно не соответствует структуре «поры» в анатомической терминологии.

Совершенно очевидна недопустимость употребления одного и того же термина в двух разных смыслах в одной и той же науке, поэтому полвека назад, когда один из авторов данной рецензии и Л. И. Джапаридзе (Яценко-Хмелевский, Джапаридзе, 1936) работали над переводом только что опубликованного «Словаря», вопрос о переводе английского «pore», принятого для обозначения просвета сосуда на поперечном срезе древесины, казался очень сложным. Не могло, к сожалению, быть и речи о ликвидации анатомического термина «пора» — он прочно вошел в нашу литературу.[2] Тогда мы вышли из положения, введя термин «просвет сосуда». Это соответствовало и точному смыслу термина, и духу языка. Достаточно удачны и производные сложные термины — «одиночный просвет», «сомкнутые просветы», «цепочка просветов», «группа просветов» (сейчас сказали бы «кластер просветов»). Хуже обстояло дело с терминами «diffuse-porous» и «ring-porous». «Кольцепросветные» и «рассеянно-просветные» звучало плохо. Окончательно решил вопрос консультировавший перевод профессор Д. И. Сосновский, спросив авторов: «Так что же, хвойные, лишенные сосудов, у вас будут называться „беспросветными древесинами“?». И предложил ныне широко принятые термины — «рассеянно-сосудистые» и «кольцесосудистые» древесины. Заслуживает сожаления, что в русском переводе последней книги К. Эзау (1980) переводчики, совершенно игнорируя всю историю русской анатомической терминологии, вновь вернулись (спустя 50 лет) к терминам «рассеянно-поровая» и «кольцепоровая» древесина. Такая новация абсолютно нежелательна в свете аргументов, приведенных выше.

Неясности с термином «пора», однако, на этом не кончаются. В английской литературе сейчас принято говорить о «порах плазмодесм», т. е. их отверстиях, открывающихся в полость клетки и хорошо различимых на репликах первичных оболочек (например, Esau, 1960 : 52).[3] По-видимому, здесь тоже было бы целесообразно применить термин «просвет плазмодесм». Стоит отметить, что переводчики книги Эзау на русский язык (цит. соч., рис. 13), столь вольно поступившие с термином «пора» по отношению к просветам сосудов древесины на поперечном срезе, здесь проявили осторожность и назвали эту структуру «отверстие, через которое проходит плазмодесма», что, безусловно, во-первых, термином не является, а во-вторых, просто неточно.

Заканчивая обзор истории русского термина «пора», позволим себе утверждать, что, сохраняя по необходимости этот термин в анатомии растений, надо категорически избегать его употребления в другом смысле, чтобы не допустить чрезвычайно нежелательной путаницы.

«Срединная пластинка». С этим термином, тесно связанным с такой структурой, как простые и окаймленные поры, происходит странная неразбериха, которая возникла очень давно и обязана такому классику анатомии растений, как Bailey (Kerr, Bailey, 1934).

Bailey вместе со своим сотрудником Kerr проанализировал литературу по данному вопросу, существовавшую к середине 30-х годов, и отметил разнобой в использовании терминов «межклетное вещество» («intercellulary substance»), «межклетный слой» («intercellulary layer»), «первичная оболочка» («primary wall») и «внешние слои вторичной оболочки» («outer layer of secondary wall»). Указав совершенно справедливо на принципиальную разницу между первичной оболочкой, способной к росту и удлинению, и вторичной, этой способности лишенной, Bailey и Kerr выразили сомнение вообще в целесообразности использования термина «срединная пластинка», поскольку в него некоторые анатомы включали не только первичные оболочки двух рядом лежащих клеток, но и внутренние слои вторичной оболочки. При использовании же этого термина Bailey и Kerr рекомендовали рассматривать его как синоним термина «межклеточное вещество». Эти рекомендации и были приняты большинством американских анатомов. Однако терминологическая ситуация оказалась не столь простой, особенно при описании древесины. Даже в электронном микроскопе «межклетный слой» и две первичные оболочки настолько слиты, что представлены на фотографиях единым слоем. Особенно отчетливо это своеобразное единство проявляется при возникновении тилл, когда в полость прилегающего сосуда внедряется растущая как единое тело сложная срединная пластинка, демонстрируя способность к росту всех трех ее составляющих частей. Именно тогда и возникли термины «простая срединная пластинка» и «сложная срединная пластинка» («compound middle lamella»), что само по себе уже создавало неясность. Именно в связи с этим мы и считаем целесообразным — вопреки Kerr и Bailey — четко разграничить эти 2 термина, обозначая вещество, склеивающее две рядом лежащие клетки, как «межклетный слой», а слитые вместе 3 слоя — межклетный слой и две первичные оболочки — как «срединную пластинку», образующую, в частности, в камерах окаймленных пор дно («пленку») поры.

---

[1] Приводим здесь только английскую терминологию, термины на немецком и французском языках приведены одним из нас в 1954 г. (Яценко-Хмелевский, 1954).

[2] При любви наших биологов к англизации русской терминологии можно было бы быть уверенным, что случись сегодня необходимость для создания такого термина, его стали бы переводить как «питы». Говорят же и пишут у нас «сайты», «кластеры» и даже «паттерны».

[3] Уточним на всякий случай, что здесь идет речь не о плазмодесмах, представляющих собой канал (ультрамикроскопических размеров), а об отверстиях этого канала, которыми он выводится в полость двух смежных клеток. Отверстия эти («зияние канала»), естественно, чрезвычайно малы и наблюдаются даже на хороших микрофотографиях относительно редко.

«Оболочка». С этим термином связаны некоторые неясности скорее филологического порядка. Под влиянием сначала немецкого Wand и потом английского wall русские авторы все чаще называют клеточную оболочку «стенкой», что совершенно бессмысленно, поскольку очевидно, что в одном объеме никак не может быть 6 стенок, а в лучшем случае 4 стены, пол и потолок. При этом не учитывается, что в отличие от большинства европейских языков русский язык гораздо менее полисемантичен, что является его преимуществом, и в большинстве случаев каждое слово имеет один конкретный смысл. Вполне целесообразно в некоторых случаях, например при описании клеток сердцевинных лучей, говорить о тангентальных или радиальных стенках, но не надо рассматривать «стенку» как синоним «клеточной оболочки».

«Дифференциация». В последнее время у ряда авторов, переводчиков (главным образом издательства «Мир») и редакторов появилась тенденция заменить давно вошедший в русский язык термин «дифференциация» псевдорусским «дифференцировка» (например, Ивановская, 1983; Уоринг, Филлипс, 1984). Все наши попытки выяснить (в частности, у Е. В. Ивановской) смысл этого нововведения и наличие какого-либо оттенка смысла между двумя терминами не увенчались успехом. Между тем здесь существует явный филологический абсурд. Латинские имена существительные с окончанием на -atio уже давно и в огромном большинстве случаев передаются по-русски с окончанием -ация. Примеры здесь бесчисленны — от «кооперации» до «редукции». Напротив, окончание «-овка» весьма продуктивное для русских корней («пикировка», «сортировка»), сравнительно редко используется для слов, производных от латинских существительных. Мы полагаем, что для такой «новации» (по логике авторов слова «дифференцировка», «новация» должна писаться как «нововка») нет никаких оснований.

«Компартментация». Еще одна «новация», относящаяся скорее к области цитологии, а не анатомии растений, но достаточно широко используемая при описании растительной клетки. Здесь, напротив, авторы этого термина в русской литературе[4] проявили полную глухоту к родному языку. Русский язык, как известно, требует полногласия (потому — «город», а не «град», «холод», а не «хлад»), английский же язык легко мирится с сочетанием трех согласных, поэтому слово «компартментация» труднопроизносимо для русских, а его производные, вроде «компартментированные», и вообще непроизносимы. Дело, однако, не в этом. Compartimentum — латинское слово, и русское, от него производное, — «компартиментация» — вполне произносимо. Английский язык, так же как и все европейские языки, черпает свою научную терминологию в основном из языков латинского и греческого, большей частью несколько видоизменяя «чужеземное слово» по законам своего языка, поэтому во всех случаях передачи английского термина (речь идет именно об английском языке, ибо он является сейчас главным источником нашей новейшей научной терминологии), производного от латинского, следует русский его эквивалент все же вводить по образу латинского, в этом плане в русском языке существует давняя и хорошая традиция. Вероятно, нет оснований возражать против появления в русском языке таких терминов, как «спидометр», «компьютер» или даже «сайт» и «кластер», но все же некоторый такт здесь нужен и, по нашему мнению, прилагательное «энвайронментальный», которое встречалось несколько раз в реферативном журнале «Ботаника», чудовищно.

---

[4] Их так много, что перечислять нет оснований.

ЛИТЕРАТУРА

Ивановская Е. В. Цитоэмбриологическое исследование дифференцировки клеток растений. М.: Изд-во МГУ, 1983. 140 с. — *Мерклин К. Е.* Анатомия коры и древесины стебля разных лесных деревьев и кустарников России. СПб., 1875. 101 с. — *Ротерт В. А.* Анатомия растительных тканей. Казань, 1897. 114 с. — *Ротерт В. А.* К вопросу о русской ботанической терминологии. — Зап. Имп. Харьков. ун-та, 1902. 28 с. — *Уоринг Ф.*, *Филлипс И.* Рост растений и дифференцировка. М.: Наука, 1984. 512 с. — *Цабель Н. Е.* Растительная гистология. Вып. 1. Общие законы растительной клеточки. СПб., 1864. 650 с. — *Эзау К.* Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 558 с. — *Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с. — *Яценко-Хмелевский А. А.* Основы и методы анатомического исследования древесин. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 337 с. — *Яценко-Хмелевский А. А.*, *Джапаридзе Л. И.* Словарь терминов, употребляемых при описании древесины. Тбилиси: Изд-во Тбил. бот. ин-та, 1936. 60 с. — *Bailey I. W.* The cambium and its derivative tissues. VII. Problems in identifying the wood of mesozoic Coniferae. — An. Bot., 1933, vol. 47, p. 145—157. — *Barnett J. B.* Plasmodesmata and pit development in secondary xylem elements. — Planta, 1982, vol. 55 (3), p. 251—260. — *Carr D. J.* Plasmodesmata in growth and development. — In: *Robards A. W.* Intercellular communication in plants: studies on plasmodesmata / Eds B. E. S. Gunning, A. W. Robards. Berlin etc.: Springer, 1976, vol. 387, p. 221—241. — *Committee* on nomenclature. International Association of Wood Anatomists. Glossary of terms used in describing woods. — Trop. woods, 1933, vol. 36, p. 1—32. — *Committee* on nomenclature. International Association of Anatomists. International glossary of terms used in wood anatomy. — Trop. woods, 1957, vol. 107, p. 1—36. — *Committee* on nomenclature. International Association of Wood Anatomists. Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. Konkordia, Winterthur, 1964, vol. 117, p. 1—40. — *Esau K.* Plant anatomy. New York; London, 1953. 735 p. — *Esau K.* Plant anatomy. Second edition. New York etc., 1957. 767 p. — *Esau K.* Anatomy of seed plants. New York; London, 1960. 376 p. — *Esau K.* 1978. Anatomy of seed plants. Second edition. New York; London, 1978. 360 p. — *Fahn A.* Plant anatomy. Pergamon Press, 1967. 534 p. — *Juniper B. E.* Some speculation on the possible roles of the plasmodesmata in the control of differentiation. — J. Theor. Biol., 1977, vol. 66, p. 583—592. — *Kerr T.*, *Bailey I. W.* The cambium and its derivative tissues. X. Structure, optical properties and chemical composition of the so-called middle lamella. — J. Arnold Arb., 1934, vol. 15, p. 327—349.

Ленинградская лесотехническая академия,
Ленинградский НИИ лесного хозяйства.

Получено 26 IV 1985.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.675

Н. И. Малютин

СИСТЕМА РОДА *DELPHINIUM* (*RANUNCULACEAE*), ОСНОВАННАЯ НА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ СЕМЯН

N. I. MALYUTIN. THE SYSTEM OF THE GENUS *DELPHINIUM* (*RANUNCULACEAE*) BASED ON THE MORPHOLOGICAL FEATURES OF SEEDS

В результате изучения видов рода *Delphinium* в естественных местообитаниях, в культуре и по гербарным образцам разработана новая система рода, основанная на морфологических признаках семян. В системе учитываются 365 известных в настоящее время видов, из которых 155 с крылатыми семенами, 161 с чешуйчатыми и 3 с сетчато-морщинистыми. У 46 видов строение семян пока не известно. Установлено, что виды с крылатыми и чешуйчатыми семенами имеют обособленные широтные границы распространения и встречаются в разных географических зонах. Род делится на 4 подрода: *Delphinastrum*— с крылатыми семенами, *Oligophyllon* — с чешуйчатыми, *Delphinium* — однолетники с чешуйчатыми семенами и *Staphisagria* — двулетники с сетчато-морщинистыми семенами. Два первых подрода разделяются на 8 секций и 11 подсекций. Приводится карта ареалов видов рода с крылатыми и чешуйчатыми семенами.

Род *Delphinium* L., без секции *Consolida* DC., которая была выделена в отдельный род (Gray, 1821), насчитывает 365 видов (с синонимами 656 названий), из них 155 с крылатыми семенами, 161 с чешуйчатыми. У 3 видов секции *Staphisagria* DC. семена сетчато-морщинистые, крупные, у 46 видов строение семян пока не известно.

Разницу в строении семян у видов рода первым подметил E. Spach (1839) и на основании этого признака разделил установленный им род *Delphinastrum* (DC.) Spach на две секции. На строение семян у видов рода обращали внимание Н. С. Турчанинов (Turczaninow, 1855), A. Gray (1887), A. Franchet (1893), P. Brühl и G. King (1896). Как выяснилось в последнее время, классификация семян, предложенная E. Huth (1895), требует изменений. Он разделял семена на угловатые (6 групп) и округлые (2 группы). К угловатым относились: 1) раздельно-чешуйчатые, 2) пластинчато-чешуйчатые, 3) пластинчатые, 4) крылатые, 5) полукрылатые, 6) морщинистые; к округлым: 7) шаровидные или полушаровидные, чешуйчатые; 8) бочковидные, без чешуек и крыльев.

Деление семян на чешуйчатые, пластинчатые и чешуйчато-пластинчатые встречает большие затруднения, так как чешуйки у всех семян располагаются поперечными рядами и в своей нижней части могут представлять собой сплошные пластинки. Следовательно, первые три группы можно объединить в одну, имеющую чешуйчато-пластинчатые семена. Четвертую и пятую группы с крылатыми семенами также следует объединить в одну, поскольку форма и размер крыльев сильно варьируют и бывают разными даже в пределах одного вида. Семена восьмой группы бочковидной формы, без чешуек и крыльев, отсутствуют у дельфиниумов. Единственный вид *D. altissimum* Wall., приводимый для этой группы, в действительности имеет чешуйчатые семена (Turrill, 1963).

Таким образом, семена по своему строению мы разделяем на четыре группы: 1) крылатые, с гладкой или морщинистой поверхностью, угловатые (subgen. *Delphinastrum* (DC.) Peterm.); 2) чешуйчато-пластинчатые, угловатые (subgen. *Oligophyllon* Dimitrova); 3) чешуйчато-пластинчатые, шаровидные и полушаровидные (subgen. *Delphinium*); 4) сетчато-морщинистые, крупные (subgen. *Staphisagria* (DC.) Peterm.).

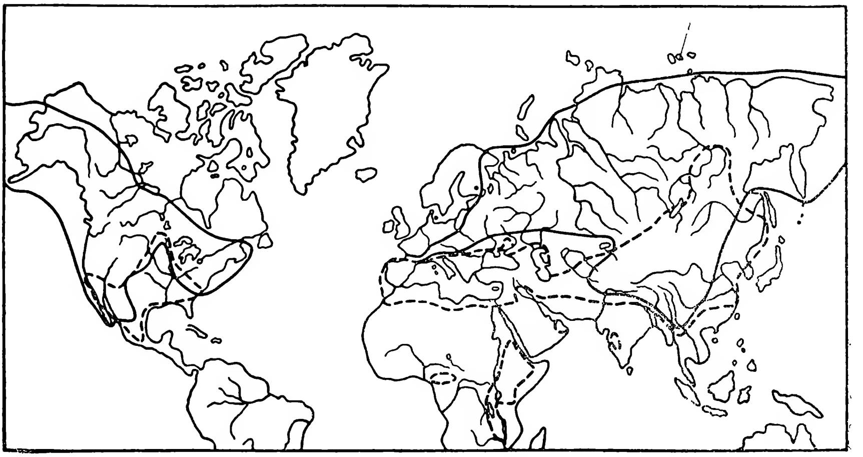


Рис. 1. Границы распространения видов рода *Delphinium*.

Сплошная линия — виды с крылатыми семенами, *штриховая* — виды с чешуйчатыми семенами.

Изучение ареалов всех известных видов показало, что в Европе и Америке виды с крылатыми и чешуйчатыми семенами имеют обособленные широтные границы распространения и встречаются в разных географических зонах (рис. 1). В Азии граница распространения видов с чешуйчатыми семенами отходит дальше к северу, а с крылатыми проходит южнее. Общий ареал тех и других видов, который они занимают в Азии, можно объяснить историческими причинами, связанными с центром происхождения рода. Китайские провинции Сычуань и Юньнань с третичного периода не подвергались значительным геологическим изменениям. Здесь сосредоточено около 75 видов, представителей почти всех секций рода *Delphinium* L., которые растут на субальпийских лугах, по опушкам сосновых лесов и бамбуковых джунглей. Ан. А. Федоров (1957) считал, что Юго-Западный Китай является огромным заповедником, где соединяются тропическая и умеренная флоры в самых фантастических сочетаниях.

Границы распространения видов рода показывают, что в Южной Европе и Африке, на Кавказе и в Передней Азии все дельфиниумы имеют только чешуйчатые семена. Виды с чешуйчатыми семенами более приспособлены к климату с жарким, сухим летом и прохладной, влажной зимой. Дальше всех на юг в Африке заходит *D. dasycaulon* Fres., произрастающий в горах Мозамбика, в Азии южнее всех встречается *D. malabaricum* Munz из Западных Гат, в Америке — *D. latisepalum* Hemsl., обнаруженный в горах Сьерра-Мадре, на широте г. Оахака.

A. De Candolle (1818) разделял род *Delphinium* на четыре секции: *Consolida* DC., *Delphinellum* DC., *Delphinastrum* DC. и *Staphisagria* DC., которые W. Petermann (1846) перевел в ранг подродов. Huth (1895), используя разницу в окраске лепестков и чашелистиков цветка, разделил род *Delphinium* на три секции. В секцию *Elatopsis* Huth (5 триб) он включил виды с черно-бурыми лепестками; в секцию *Diedropetala* Huth (8 триб) — виды с лепестками, окрашенными так же, как чашелистики, и отгибом стаминодиев, расщепленным на две лопасти, а в секцию *Kolobopetala* Huth (4 трибы) — виды с такой же окраской чашелистиков и лепестков, как у предыдущей, но с округлым и цельным отгибом стаминодиев. В последнюю секцию он включил две секции De Candolle: *Delphinellum* и *Staphisagria*.

Появление монографии Huth было встречено критически (Липский, 1899; Федченко О., Федченко Б., 1899; Буш, 1902; Graebner, 1929; Pawłowski, 1934). Авторы указывали, что монография не внесла ясности в систему рода. B. Pawłowski отмечал, что использование Huth окраски и формы лепестков для деления видов на секции привело к нарушению естественной группировки видов. Близкие виды попадали в разные секции, а далеко не родственные соседствовали друг с другом. В обзорах американских и азиатских видов рода секции Huth совсем не упоминали (Davis, 1900; Ewan, 1945; Munz, 1967—1968; Hitchcock, Cronquist, 1974).

W. T. Wang (1962) в обработке рода дельфиниум из Китая ввел три новые секции и разделил род на два подрода *Delphinastrum* (DC.) W. T. Wang с секциями *Aconitoides* W. T. Wang, *Elatopsis* Huth, *Pogonanthus* W. T. Wang, *Delphinastrum* DC. и подрод *Delphinium* с секциями *Anthriscifolium* W. T. Wang и *Delphinium*, однако автор не устранил путаницы в системе рода, а еще более ее увеличил.

В обработке европейских видов секции *Delphinastrum* правильную позицию занял Pawłowski (1963), который разделил ее на две подсекции *Elatoidea* B. Pawł. с крылатыми семенами и *Squamata* B. Pawł. с чешуйчатыми. В. Н. Димитрова (1969) выделила новый подрод *Oligophyllon* Dimitrova, у которого подземными органами являются клубни. Этот подрод почти аналогичен секции *Diedropetala* Huth, выделенной А. И. Галушко (1976) в ранг рода, хотя она объединяет очень разнообразные виды из Европы, Азии, Африки и Америки.

Деление декандолевской секции *Delphinastrum* по строению семян на два подрода вполне естественно и положено нами в основу новой системы рода. В каждом подроде встречаются виды, имеющие сходство с видами из другого подрода по строению листьев, по форме соцветия и цветка. Это сходство объясняется параллельным развитием видов в двух дивергентных линиях. В качестве примера можно указать на два хорошо известных вида, встречающихся в Кашмире — *D. brunonianum* Royle и *D. cashmerianum* Royle. Они объединены Huth в одну трибу *Brevicalcarata* Huth, и оба имеют толстые, мешковидные шпорцы, малоцветковое, метельчатое соцветие и округло-почковидные листья. Окраска лепестков, которой Huth придавал такое большое значение в своей системе, у этих видов бывает черной, синей, коричневой или желтоватой, а отгиб стаминодиев цельным или двулопастным. Несмотря на внешнее сходство этих видов, по строению семян их нельзя объединять не только в одну секцию, но даже в один подрод.

Признаки строения спермодермы очень консервативны и сохраняются в условиях длительной культуры, в не свойственной для вида среде обитания. Такую же консервативность в передаче своих особенностей имеют у дельфиниумов только строение соцветия и характер подземных органов, на что мы уже обращали внимание (Малютин, 1973).

Каждый подрод многолетних дельфиниумов, различающихся по строению семян, разделяется на четыре секции. Это деление основано на длине шпорцев, строении подземных органов, соцветий и листьев (рис. 2). При этом нужно иметь в виду, что длина шпорцев и соцветий изменяется в течение жизни растений и два образца одного и того же вида могут не соответствовать друг другу по этим признакам. В первый период распускания цветка шпорцы могут быть согнутыми и не такими длинными, как к концу цветения, когда они из кривых делаются прямыми. Длина соцветий к концу цветения иногда увеличивается в 2 раза, а листья в зависимости от условий произрастания растений могут иметь узкие или более широкие доли и разную расчлененность пластинки. Что касается окраски, а также формы лепестков и опушения органов, то эти признаки нельзя использовать для характеристики секций.

Genus *Delphinium* L. 1753, Sp. Pl. : 530

Typus: *D. peregrinum* L.

Subgen. *Delphinastrum* (DC.) Peterm. 1846, Analyt. Pflanz.: 15. — *Delphinium* sect. *Delphinastrum* DC. 1818, Syst. 1 : 351. — Genus *Delphinastrum* (DC.) Spach, sect. *Alepidospermum* Spach, 1839, Hist. Nat. Veg. 7 : 338. — *Delphinium* sect. *Delphinastrum* DC. grex *Pterosperma* Franch. 1893, Bull. Soc. Philom. Paris, 5 : 166.

Plantae perennes; semina alata vel subalata, testa levis vel rugosa, non squamosa. Europa, Asia, America borealis. Typus: *D. elatum* L.

Sect. *Aconitoides* W. T. Wang, 1962, Acta Bot. Sinica, 10 : 72. —*Delphinium* sect. *Elatopsis* Huth tribus *Brevicalcarata* Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 392, nom.

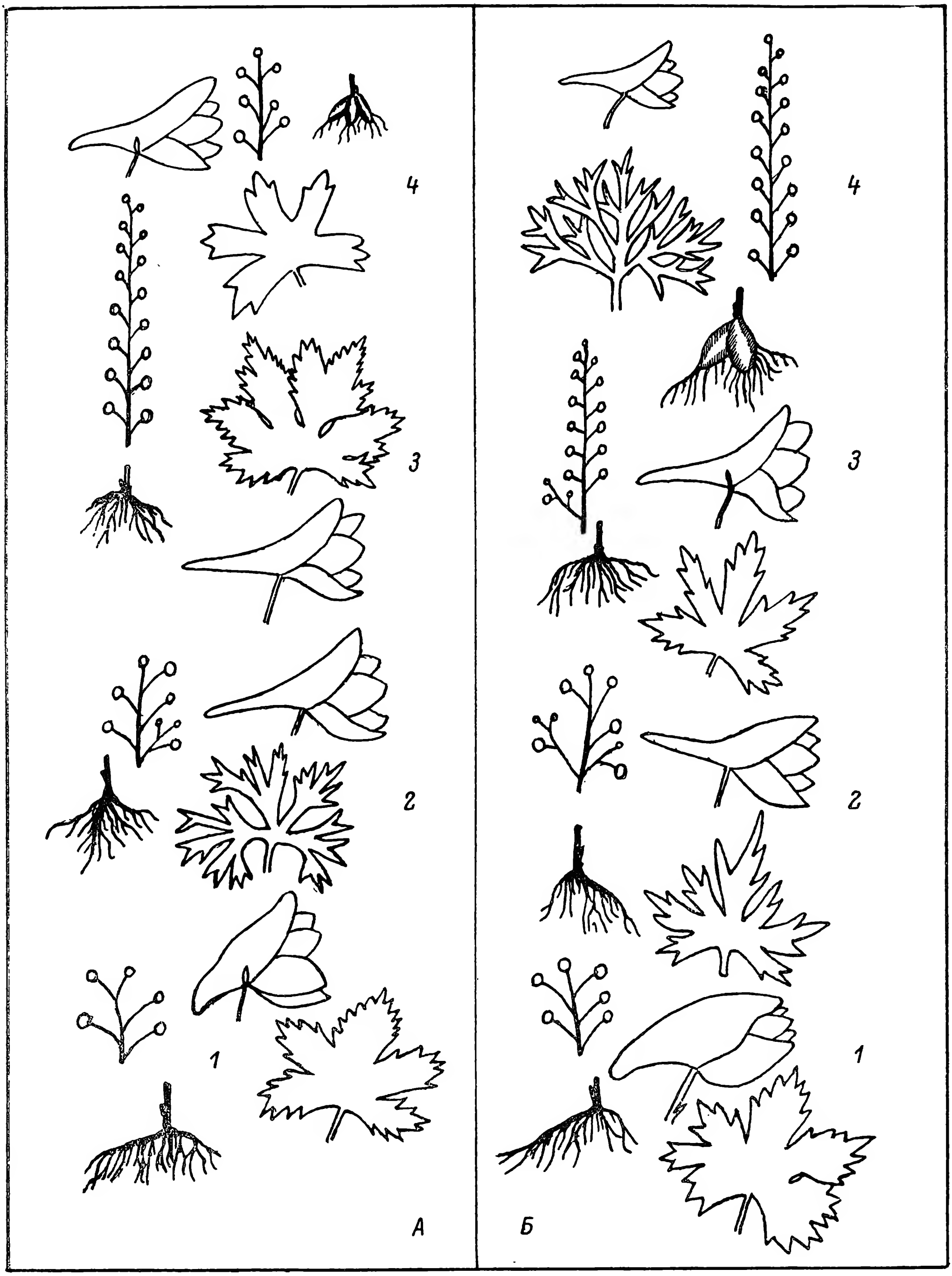


Рис. 2. Две линии в развитии рода *Delphinium*.

А — виды с крылатыми семенами (*1* — *D. brunonianum*, *2* — *D. grandiflorum*, *3* — *D. elatum*, *4* — *D. menziesii*); *Б* — виды с чешуйчатыми семенами (*1* — *D. cashmerianum*, *2* — *D. albocoeruleum*, *3* — *D. flexuosum*, *4* — *D. fissum*).

invalid. — *Delphinium* sect. *Brevicalcarata* Malyutin, 1960, Многолет. дельфиниумы: 10, descr. ross.

Radix fibrillosa; caulis 10—50 (100) cm altus; folia reniformia; inflorescentia corymbosa vel panicula vel racemus pauciflorus; calcar sepalis brevius, saccatum, 5—15 mm longum. Montes Pamir, Himalaya, Chino-Thibeticum. Typus: *D. trichophorum* Franch. (*D. fengii* W. T. Wang).

Sp. incl.: 1. *D. brunonianum* Royle (*D. moschatum* Munro); 2. *D. densiflorum* Duthie; 3. *D. glaciale* Hook. f. et Thoms.; 4. *D. lacostei* Danguy; 5. *D. mairei* Ulbr. (*D. viride* Chen); 6. *D. minjanense* Rech. f.; 7. *D. molle* Danguy; 8. *D. nepalense* Kitamura et Tamura; 9. *D. nordhagenii* Wendelbo; 10. *D. trichophorum* Franch. (*D. aconitoides* Chen, *D. fengii* W. T. Wang, *D. forrestii* Diels, *D. pellucidum* N. Busch, *D. purdomii* Craib); 11. *D. tsarongense* Hand.-Mazz.; 12. *D. viscosum* Hook. f. et Thoms. (*D. aureopilosum* Chowdhuri, *D. conocentrum* Chatterjee, *D. trilobatum* Huth).

Sp. inexplor. (sem. ignota) : 13. *D. chumulangmaense* W. T. Wang; 14. *D. tangulense* W. T. Wang.

Sect. *Kolobopetala* Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 458. — *Delphinium* sect. *Paniculata* Malyutin, 1960, l. c.: 12, descr. ross.

Radix fibrillosa vel lignosa; caulis 20—100 cm altus; foliorum lobuli ultimi lineares, plerumque 1—5 mm lati; inflorescentia — panicula, rarius racemus pauciflorus; calcar sepalis aequans vel longius, 10—25 mm longum. Asia, America borealis. Lectotypus : *D. grandiflorum* L.

Subsect. *Kolobopetala.* Petala superiora obscura vel sepalis similiter colorata; calcar 10—25 mm longum. Asia. Lectotypus : *D. grandiflorum* L.

Sp. incl. : 15. *D. autumnale* Hand.-Mazz.; 16. *D. batangense* Finet et Gagnep.; 17. *D. beesianum* W. W. Smith (*D. calcicola* W. W. Smith); 18. *D. bhutanicum* Munz; 19. *D. brachycentrum* Ledeb. (*D. maydellianum* Trautv., *D. stenosepalum* Turcz.); 20. *D. burmanse* Munz; 21. *D. caeruleum* Jacquem.; 22. *D. candelabrum* Ostenfeld; 23. *D. chamissonis* Pritz. (*D. blaisdellii* Eastw., *D. frigidum* Nasar., *D. pauciflorum* Reichb.); 24. *D. chefoense* Franch. (*D. gilgianum* Pilg. et Gilg.); 25. *D. cheilanthum* Fisch. (*D. dahuricum* Bess., *D. sylvaticum* Turcz., *D. parviflorum* Turcz.); 26. *D. chrysotrichum* Finet et Gagnep.; 27. *D. coleopodum* Hand.-Mazz.; 28. *D. davidii* Franch. (*D. longipes* Franch.); 29. *D. dissectum* Huth; 30. *D. dolichocentroides* W. T. Wang; 31. *D. grandiflorum* L. (*D. chinense* Fisch., *D. elegans* DC., *D. fangshanense* W. T. Wang, *D. pallidum* Fisch., *D. pubiflorum* Turcz., *D. sinense* Fisch., *D. virgatum* Jacq.); 32. *D. hamatum* Franch.; 33. *D. kamaonense* Huth; 34. *D. kantzeense* W. T. Wang; 35. *D. kolymense* Khokhr.; 36. *D. likiangense* Franch. (*D. oliganthum* Franch.); 37. *D. majus* W. T. Wang; 38. *D. malacophyllum* Hand.-Mazz.; 39. *D. middendorffii* Trautv.; 40. *D. mitzugense* Ulbr.; 41. *D. mollipilum* W. T. Wang; 42. *D. monanthum* Hand.-Mazz.; 43. *D. mosoynense* Franch.; 44. *D. muscosum* Exell et Hillcoat; 45. *D. nortonii* Dunn; 46. *D. przewalskii* Huth; 47. *D. pseudocaeruleum* W. T. Wang; 48. *D. pseudograndiflorum* W. T. Wang; 49. *D. pulcherrimum* W. T. Wang (*D. pseudopulcherrimum* W. T. Wang); 50. *D. pumilum* W. T. Wang; 51. *D. pycnocentrum* Franch. (*D. lankongense* Franch., *D. pycnocentroides* W. T. Wang); 52. *D. saxatile* W. T. Wang; 53. *D. siamense* (Craib) Munz; 54. *D. sinoscaposum* W. T. Wang (*D. scaposum* W. T. Wang); 55. *D. sordidecaerulescens* Ulbr.; 56. *D. souliei* Franch. (*D. paludicola* Ulbr.); 57. *D. stapeliosum* Brühl; 58. *D. sutchuense* Franch.; 59. *D. taipaicum* W. T. Wang; 60. *D. taliense* Franch.; 61. *D. tatsienense* Franch. (*D. bonatii* Lévl., *D. soonmingense* Chen); 62. *D. tenii* Lévl. (*D. dolichocentrum* W. T. Wang); 63. *D. trisectum* W. T. Wang; 64. *D. wardii* Marquand et Airy Shaw; 65. *D. williamsii* Munz; 66. *D. wilsonii* Munz; 67. *D. yunnanense* Franch. (*D. esquirollii* Lévl. et Vaniot).

Sp. inexplor. (sem. ignota): 68. *D. chenii* W. T. Wang (*D. albomarginatum* Chen); 69. *D. cooperi* Munz; 70. *D. erlangshanicum* W. T. Wang; 71. *D. nikitinae* Pachom.; 72. *D. rockii* Munz; 73. *D. sajanense* Jurtz.

Subsect. Bicoloria (Rydb.) Malyutin comb. nov. — Delphinium sect. *Bicoloria* Rydb. 1919, Key Rocky Mount. Fl.: 93; A. Nelson, 1925, Bull. Univ. Wyoming Agr. Exp. Sta. 143 : 51. — *Delphinium* sect. *Diedropetala* subsect. *Subscaposa* (Huth) Ewan, 1936, Bull. Torr. Bot. Club, 63 : 330, p. p.

Petala superiora pallida, albida; calcar 10—20 mm longum. America borealis. Lectotypus: *D. bicolor* Nutt.

Sp. incl.: 74. *D. amabile* Tides. (*D. apachense* Eastw., *D. coelestinum* Rydb., *D. mohavense* Parish); 75. *D. bicolor* Nutt.; 76. *D. glareosum* Greene (*D. caprorum* Ewan); 77. *D. gypsophilum* Ewan; 78. *D. hesperium* Gray (*D. cuyamacae* Abrams); 79. *D. hutchinsone* Ewan; 80. *D. inopinum* (Jepson) H. Lewis; 81. *D. multiplex* (Ewan) Hitchc.; 82. *D. parishii* Gray (*D. collinum* Ewan); 83. *D. parryi* Gray

(*D. blochmanae* Greene, *D. inflexum* Davidson, *D. maritimum* Davidson, *D. ornatum* Greene); 84. *D. recurvatum* Greene; 85. *D. scaposum* Greene; 86. *D. subglobosum* Wiggins; 87. *D. umbraculorum* H. Lew. et Epling; 88. *D. variegatum* Torr. et Gray (*D. apiculatum* Greene, *D. emiliae* Greene, *D. foliosum* Turcz., *D. macounii* Greene, *D. subnudum* Eastw.); 89. *D. xantholeucum* Piper.

Sp. inexplor. (sem. ignota): 90. *D. kinkiense* Munz.

Sect. *Delphinastrum* DC. 1818, Syst. 1 : 351. — *Delphinium* sect. *Elatopsis* Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 391. — *Delphinium* sect. *Racemosa* Malyutin, 1960, l. c.: 10, descr. ross.

Rhizoma fibrosum vel lignosum; caulis 20—200 cm altus; lobuli foliorum latiores, ultimi plus quam 5 mm lati; inflorescentia racemosa, multiflora; calcar sepalis aequans vel longius, 10—25 mm, raro 25—35 mm longum. Europa, Asia, America borealis. Typus: *D. elatum* L.

Subsect. *Elatoidea* B. Pawł. 1963, Fragm. Florist. et Geobot. 9 (4) : 431.

Petala plerumque sepalis obscuriora; calcar 15—35 mm longum. Asia. Typus: *D. elatum* L.

Sp. incl.: 91. *D. acuminatissimum* W. T. Wang; 92. *D. aemulans* Nevski; 93. *D. altaicum* Nevski; 94. *D. ceratophoroides* W. T. Wang; 95. *D. ceratophorum* Franch.; 96. *D. cuneatum* Stev. (*D. kioviense* Bess., *D. macranthum* Andrz., *D. ucranicum* Bess., *D. villosum* Stev.); 97. *D. dictyocarpum* DC. (*D. anomalum* (Huth) N. Pavl., *D. blagovestschenskii* I. Gubanov et Trusov, *D. cyananthum* Nevski, *D. uralense* Nevski); 98. *D. dubium* B. Pawł.; 99. *D. elatum* L. (*D. alpinum* Waldst. et Kit., *D. anomalum* Spreng., *D. atropurpureum* Pall., *D. carpaticum* Kit., *D. clusianum* Host, *D. cryophilum* Nevski, *D. discolor* Fisch., *D. glabellum* Turcz., *D. gratum* Hoffmgg., *D. hispidum* Stev., *D. intermedium* Ait., *D. nacladense* Zapał., *D. palmatifidum* DC., *D. palmatum* Radde, *D. revolutum* Desf., *D. spurium* Fisch., *D. tiroliense* A. Kern., *D. urceolatum* Jacq.); 100. *D. georgei* Comber; 101. *D. hui* Chen; 102. *D. iliense* Huth (*D. corymbosum* Regel, *D. duhmbergii* Huth, *D. englerianum* Huth, *D. umbellatum* Regel, *D. winklerianum* Huth); 103. *D. inconspicuum* Serg.; 104. *D. kawaguchii* Tamura; 105. *D. kingianum* Brühl; 106. *D. lancisepalum* Hand.-Mazz.; 107. *D. lasiocarpum* Tamura; 108. *D. laxiflorum* DC. (*D. amoenum* Stev.); 109. *D. litwinowii* Sambuk (*D. rossicum* Litv.); 110. *D. ludlowii* Munz (*D. ludlowianum* Chowdhuri); 111. *D. mirabile* Serg.; 112. *D. montanum* DC. (*D. hirsutum* Roth, *D. lasiostachyum* Fisch. et Mey., *D. pyrenaicum* Pourr.); 113. *D. ochotense* Nevski; 114. *D. oxycentrum* W. T. Wang; 115. *D. oxysepalum* Pax et Borb. (*D. spectabile* Novak); 116. *D. pachycentrum* Hemsl. (*D. sertiferum* Franch.); 117. *D. retropilosum* (Huth) Sambuk (*D. pterospermum* Turcz.); 118. *D. sauricum* Schischk.; 119. *D. simonkaianum* B. Pawł.; 120. *D. thibeticum* Finet et Gagnep.; 121. *D. vestitum* Wall. (*D. rectivenium* Royle); 122. *D. wrightii* Chen.

Sp. inexplor. (sem. ignota): 123. *D. hillcoatiae* Munz; 124. *D. himalayae* Munz (*D. himalayense* Chowdhuri); 125. *D. keminense* Pachom.; 126. *D. reverdattoanum* Polozh. et Revyak.; 127. *D. sherriffii* Munz; 128. *D. ukokense* Serg.

Subsect. Exaltata Malyutin subsect. nov. — Petala superiora pallida, albida; calcar 10—15 mm longum. America borealis. Typus: *D. exaltatum* Ait.

Sp. incl.: 129. *D. alpestre* Rydb.; 130. *D. andersonii* Gray (*D. cognatum* Greene, *D. megacarpum* Nels. et Macbr., *D. xylorrhizum* Rydb.); 131. *D. andesicola* Ewan; 132. *D. bakeri* Ewan; 133. *D. barbeyi* Huth (*D. attenuatum* (Jones) Rydb., *D. cockerellii* A. Nels., *D. subalpinum* A. Nels.); 134. *D. californicum* Torr. et Gray; 135. *D. cardinale* Hook. (*D. coccineum* Torrey, *D. flammeum* Kellog); 136. *D. exaltatum* Ait. (*D. aconitifolium* Mühlenb., *D. americanum* Mill., *D. lilacinum* Willd., *D. tridactylum* Mich.); 137. *D. geraniifolium* Rydb.; 138. *D. geyeri* Greene (*D. viscidum* Rydb.); 139. *D. glaucescens* Rydb.; 140. *D. glaucum* Wats. (*D. alatum* A. Nels., *D. brownii* Rydb., *D. canmorense* Rydb., *D. hookeri* A. Nels., *D. nutans* A. Nels., *D. ruthae* A. Nels., *D. splendens* Jones); 141. *D. novo-mexicanum* Wooton (*D. sierre-blancae* Wooton); 142. *D. occidentale* Wats. (*D. abietorum* Tidestr., *D. cucullatum* A. Nels., *D. multiflorum* Rydb., *D. quercetorum* Greene, *D. reticulatum* Rydb.); 143. *D. polycladon* Eastw. (*D. luporum* Greene); 144. *D. ramosum* Rydb. (*D. elongatum* Rydb.); 145. *D. robustum* Rydb.; 146. *D. sapellonis* Ckll.; 147. *D. scopulorum* Gray; 148. *D. stachydeum* (Gray) Nels. et Macbr. (*D. umatil-*

lense Ewan); 149. *D. tenuisectum* Greene (*D. amplibracteatum* Wooton); 150. *D. trolliifolium* Gray; 151. *D. valens* Standley; 152. *D. viridescens* Leiberg.

Sect. Grumosa Malyutin, sect. nov. — *Delphinium* sect. *Diedropetala* Huth tribus *Grumosa* Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 444, nom. invalid. — *Delphinium* sect. *Grumosa* Malyutin, 1960, l. c.: 14, descr. ross.

Radix grumosa; inflorescentia paniculata vel racemosa pauciflora; calcar 10—15 mm longum; semina subalata. America borealis. Lectotypus: *D. menziesii* DC.

Sp. incl.: 153. *D. alabamicum* Kral; 154. *D. burkei* Greene (*D. distichium* Geyer, *D. simplex* Dougl., *D. strictum* A. Nels.); 155. *D. decorum* Fisch. et Mey. (*D. antoninum* Eastw.); 156. *D. depauperatum* Nutt. (*D. cyanoreios* Piper, *D. diversicolor* Rydb., *D. diversifolium* Greene); 157. *D. gracilentum* Greene; 158. *D. leucophaeum* Greene (*D. willametense* Suksdorf); 159. *D. luteum* Heller; 160. D. *menziesii* DC. (*D. chilliwacense* Greene, *D. pauperculum* Greene); 161. *D. newtonianum* D. M. Moore; 162. *D. nudicaule* Torr. et Gray (*D. armeniacum* Heller, *D. peltatum* Hook., *D. sacrophyllum* Hook.); 163. *D. nuttallianum* Pritz. (*D. dumetorum* Greene, *D. helleri* Rydb., *D. leonardii* Rydb., *D. lineapetalum* Ewan, *D. nelsonii* Greene, *D. pauciflorum* Nutt., *D. pinetorum* Tidestr.); 164. *D. nuttallii* Gray (*D. columbianum* Greene, *D. oreganum* Howell); 165. *D. patens* Benth. (*D. greenei* Eastw.); 166. *D. pavonaceum* Ewan; 167. *D. pratense* Eastw.; 168. *D. sonnei* Greene; 169. *D. tricorne* Mich.; 170. *D. venenosum* A. Nels.

Subgen. *Oligophyllon* Dimitrova, 1969, Новости сист. высш. раст. (Ленинград) 6 : 64. — Genus *Delphinastrum* (DC.) Spach sect. *Lepidospermum* Spach, 1839, Hist. Nat. Veg. 7 : 341. — *Delphinium* sect. *Delphinastrum* DC. grex *Lophosperma* Franch. 1893, Bull. Soc. Philom. Paris, 5 : 162.

Plantae perennes, plerumque regionum aridarum; semina squamosa. Africa, Europa, Asia, America borealis. Typus: *D. fissum* Waldst. et Kit. (*D. hirsutum* Pers.).

Sect. Microcentra Malyutin sect. nov. — Radix fibrillosa; inflorescentia paniculata vel racemosa pauciflora; calcar sepalis brevius, 5—15 mm longum. Africa, Asia. Typus: *D. cashmerianum* Royle.

Sp. incl.: 1. *D. cashmerianum* Royle (*D. aitchisonii* Huth, *D. jacquemontianum* Camb.); 2. *D. caucasicum* C. A. Mey.; 3. *D. dasyanthum* Kar. et Kir.; 4. *D. dasycaulon* Fresen.; 5. *D. foetidum* Lomak.; 6. *D. malabaricum* (Huth) Munz; 7. *D. poltoratzkii* Rupr.; 8. *D. propinquum* Nevski; 9. *D. sparsiflorum* Maxim.; 10. *D. uncinatum* Hook. f. et Thoms. (*D. penicillatum* Hook. f. et Thoms., *D. vestitum* Boiss.).

Sect. Albocoerulea Malyutin sect. nov. — Radix fibrillosa vel lignosa; caulis 30—80 cm altus; folia lobulis ultimis linearibus 1—5 mm latis; inflorescentia paniculata vel racemosa pauciflora; calcar sepalis aequans vel longius, 10—25 mm, raro 25—45 mm longum. Asia, America borealis, Africa. Typus: *D. albocoeruleum* Maxim.

Subsect. *Albocoerulea*. Inflorescentia — panicula; petala plerumque sepalis obscuriora; calcar 10—25 mm longum. Asia. Typus: *D. albocoeruleum* Maxim.

Sp. incl.: 11. *D. albocoeruleum* Maxim.; 12. *D. denudatum* Wall. (*D. pauciflorum* Royle); 13. *D. eriostylum* Lévl.; 14. *D. henry* Franch.; 15. *D. incisum* Wall.; 16. *D. laxicymosum* W. T. Wang; 17. *D. leptopogon* Hand.-Mazz.; 18. *D. maximowiczii* Franch.; 19. *D. potaninii* Huth (*D. bonvalotii* Franch., *D. fargesii* Franch.); 20. *D. pseudotongolense* W. T. Wang; 21. *D. pylzowii* Maxim. (*D. tanguticum* (Maxim.) Huth, *D. labrangense* Ulbr.); 22. *D. sino-vitifolium* W. T. Wang (*D. vitifolium* Finet et Gagnep.); 23. *D. sivanense* Franch.; 24. *D. smithianum* Hand.-Mazz.; 25. *D. tongolense* Franch.; 26. *D. triste* Fisch. (*D. obscurum* Stev.); 27. *D. tsoongii* W. T. Wang.

Sp. inexplor. (sem. ignota) : 28. *D. bulbilliferum* Rech. f.; 29. *D. knorringianum* B. Fed.; 30. *D. koelzii* Munz; 31. *D. lithophilum* Podlech; 32. *D. tenuipes* Tamura; 33. *D. tetanoplectrum* Rech. f.; 34. *D. yuanum* Chen.

Subsect. Echinata (Ewan) Malyutin comb. nov. — Delphinium sect. *Diedropetala* Huth subsect. *Subscaposa* (Huth) Ewan series *Echinatae* Ewan, 1942, Bull. Torr. Bot. Club. 69, 2 : 139.

Inflorescentia congesta, spiciformis, pauciflora; petala superiora pallida; calcar 7—10 mm longum. America borealis. Typus: *D. hansenii* (Greene) Greene.

Sp. incl.: 35. *D. hanseii* (Greene) Greene.

Sp. inexplor. (sem. ignota) : 36. *D. uliginosum* Curran.

Subsect. Macrocentra Malyutin subsect. nov. — *Delphinium* sect. *Kolobopetala* Huth tribus *Macrocentra* Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 474, nom. invalid.

Radix lignosa; inflorescentia — panicula; calcar 25—45 mm longum. Africa, regio tropica. Typus : *D. macrocentron* Oliver.

Sp. incl.: 37. *D. leroyi* Franch. (*D. candidum* Hemsl., *D. goetzeanum* Engl., *D. gommengingeri* Volkens, *D. macrocephalum* Engl., *D. macrosepalum* Engl., *D. ruspolianum* Engl., *D. wellbyi* Hemsl.); 38. *D. macrocentron* Oliver.

Sect. *Pogonanthus* W. T. Wang, 1962, Acta Bot. Sinica, 10 : 137, p. p. — *Delphinium* sect. *Semisquamosa* Malyutin, 1960, l. c., descr. ross.

Radix fibrosa vel lignosa; caulis 50—200 cm altus; lobuli foliorum latiores, ultimi plus quam 5 mm lati; inflorescentia racemosa; calcar sepalis aequans, 10—25 mm longum. Asia, America borealis. Typus : *D. pogonanthum* Hand.-Mazz.

Subsect. *Pogonantha*. Petala plerumque sepalis obscuriora, rarius pallida. Asia. Typus : *D. pogonanthum* Hand.-Mazz.

Sp. incl. : 39. *D. afghanicum* Rech. f.; 40. *D. araraticum* N. Busch; 41. *D. arcuatum* N. Busch; 42. *D. bracteosum* Somm. et Lev.; 43. *D. bulleyanum* G. Forrest; 44. *D. buschianum* Grossh.; 45. *D. campylocentrum* Maxim. (*D. tongolense* Rehedr. et Kobuski); 46. *D. charadzeae* Kem.-Nath. et Gagnidze; 47. *D. confusum* M. Pop.; 48. *D. centeteroides* (Brühl) Munz; 49. *D. crassifolium* Schrad. (*D. crassicaule* Ledeb., *D. korshinskyanum* Nevski, *D. strictum* Lessing); 50. *D. crispulum* Rupr. (*D. darginicum* Dimitrova, *D. linearilobum* (Trautv.) N. Busch, *D. tomentellum* N. Busch); 51. *D. dasycarpum* Stev., 52. *D. delavayi* Franch.; 53. *D. drepanocentrum* (Brühl) Munz; 54. *D. dzavakhischwillii* Kem.-Nath.; 55. *D. elbursense* Rech. f.; 56. *D. elisabethae* N. Busch; 57. *D. ellipticoovatum* W. T. Wang; 58. *D. fedorovii* Dimitrova (*D. gelmetzicum* Dimitrova); 59. *D. flexuosum* Bieb. (*D. ciliatum* Stev.); 60. *D. giraldii* Diels; 61. *D. glabricaule* W. T. Wang; 62. *D. gyalanum* Marquand et Airy Shaw; 63. *D. griseum* Gilli; 64. *D. hirticaule* Franch. (*D. coelestinum* Franch.); 65. *D. honanense* W. T. Wang; 66. *D. huetianum* Meikle (*D. formosum* Boiss. et Huet); 67. *D. kohatense* (Brühl) Munz; 68. *D. kansuense* W. T. Wang; 69. *D. kuanii* W. T. Wang; 70. *D. leonidae* Kem.-Nath.; 71. *D. lilacinum* Hand.-Mazz. (*D. handelianum* W. T. Wang); 72. *D. lipskyi* Korsh.; 73. *D. lomakinii* Kem.-Nath.; 74. *D. longiciliatum* W. T. Wang; 75. *D. longipedunculatum* Regel et Schmalh.; 76. *D. maackianum* Regel (*D. lycoctonifolium* Lévl.); 77. *D. mariae* N. Busch (*D. lepidum* Fisch. et Lall.); 78. *D. megalanthum* Nevski; 79. *D. micropetalum* Finet et Gagnep. (*D. jugorum* Hand.-Mazz.); 80. *D. muliense* W. T. Wang; 81. *D. oreophilum* Huth (*D. nevskii* Zakirov, *D. raikovae* Pachom., *D. rotundifolium* Afan.); 82. *D. orthocentrum* Franch. (*D. szechuanicum* Ulbr.); 83. *D. osseticum* N. Busch; 84. *D. pogonanthum* Hand.-Mazz.; 85. *D. polyanthum* W. T. Wang; 86. *D. prokhanovii* Dimitrova; 87. *D. pseudocampylocentrum* W. T. Wang; 88. *D. pyramidale* Royle (*D. hoffmeisteri* Klotzsch, *D. pulchellum* Chowdhuri, *D. ranunculifolium* Wall.); 89. *D. pyramidatum* Alb.; 90. *D. roylei* Munz (*D. incanum* Royle); 91. *D. ruprechtii* Nevski; 92. *D. scabriflorum* D. Don (*D. altissimum* Wall., *D. carela* Buch.-Ham.); 93. *D. speciosum* Bieb. (*D. boissieri* Buhse, *D. ironorum* N. Busch); 94. *D. spirocentrum* Hand.-Mazz. (*D. pediforme* Comber); 95. *D. sungpanense* W. T. Wang; 96. *D. suave* Huth; 97. *D. ternatum* Huth; 98. *D. thamarae* Kem.-Nath.; 99. *D. tianshanicum* W. T. Wang; 100. *D. trifoliolatum* Finet et Gagnep.; 101. *D. turkestanicum* Huth; 102. *D. umbrosum* Hand.-Mazz.

Sp. inexplor. (sem. ignota) : 103. *D. connectens* Pachom.; 104. *D. lanigerum* Boiss. et Hohen.; 105. *D. lacei* Munz; 106. *D. naviculare* W. T. Wang; 107. *D. vvedenskyi* Pachom.

Subsect. *Wislizenana* Warnock, 1984, Madroña, 31 (4) : 243. Petala superiora pallida vel albida; calcar 10—25 mm longum. Mexico. Typus : *D. wislizeni* Engelm.

Sp. incl.: 108. *D. bicornutum* Hemsl.; 109. *D. calcar-equilis* Standley; 110. *D. pedatisectum* Hemsl. (*D. ehrenbergii* Huth); 111. *D. viride* Watson; 112. *D. wislizeni* Engelm.

Sp. inexplor.: 113. *D. barrancae* Ewan; 114. *D. latisepalum* Hemsl.; 115.*D. leptophyllum* Hemsl.; 116. *D. madrense* Watson.

Sect. *Oligophyllon*. — Radix tuberiformiter incrassata; caulis 20—150 cm altus; foliorum lobuli ultimi lineares; inflorescentia racemosa; calcar 10—20 mm longum. Africa, Europa, Asia, America borealis. Typus: *D. fissum* Waldst. et Kit. (*D. hirsutum* Pers.).

Subsect. *Squamata* B. Pawł. 1963, Fragm. Florist. et Geobot. 9 (4): 435. Africa, Asia, Europa. Typus: *D. fissum* Waldst. et Kit. (*D. hirsutum* Pers.).

Sp. incl. 117. *D. albiflorum* DC. (*D. ponticum* Hausskn. et Bornm.); 118. *D. albomarginatum* Simonova (*D. karataviense* N. Pavl.); 119. *D. aquilegifolium* (Boiss.) Bornm.; 120. *D. batalinii* Huth; 121. *D. biternatum* Huth (*D. floribundum* Freyn et Sint.); 122. *D. bolosii* C. Blanche et J. Molero; 123. *D. bucharicum* M. Pop. (*D. inopinatum* Nevski); 124. *D. carduchorum* Chowdhuri et Davis; 125. *D. cyphoplectrum* Boiss. (*D. schroedingerianum* Hand.-Mazz.); 126. *D. dasystachyum* Boiss. et Bal.; 127. *D. dolichostachyum* Chowdhuri et Davis; 128. *D. emarginatum* C. Presl; 129. *D. fissum* Waldst. et Kit. (*D. amani* Post, *D. bethuricum* Rivas, *D. borbasii* Form., *D. caseyi* B. L. Burtt, *D. commutatum* Jord., *D. dinaricum* Fritsch, *D. hirsutum* Pers., *D. ithaburense* Boiss., *D. salmoneum* Mouterde, *D. leiocarpum* Huth, *D. narbonense* Huth, *D. pallasii* Nevski, *D. hybridum* Steph., *D. tauricum* Pall., *D. rossicum* Rouy, *D. sulcatum* Reichb., *D. thessalonicum* Nadji, *D. velutinum* Bertol.); 130. *D. gautieri* Rouy; 131. *D. gorganicum* Rech. f.; 132. *D. ilgazense* Davis; 133. *D. karategini* Korsh.; 134. *D. kurdicum* Boiss. et Hohen.; 135. *D. latesquamosum* Gilli; 136. *D. laxiusculum* (Boiss.) Rouy; 137. *D. longebracteatum* (Boiss.) Munz; 138. *D. macropogon* Prokhanov; 139. *D. macrostachyum* Boiss.; 140. *D. micranthum* Boiss. et Hohen.; 141. *D. nevadense* Kunze; 142. *D. ochroleucum* Stev.; 143. *D. pallidiflorum* Freyn; 144. *D. penicillatum* Boiss.; 145. *D. pentagynum* Lam.; 146. *D. puniceum* Pall.; 147. *D. quercetorum* Boiss. et Hausskn. (*D. nachiczevanicum* Tzvel., *D. talyschense* Tzvel.); 148. *D. saniculifolium* Boiss.; 149. *D. schmalhausenii* Alb. (*D. freynii* Conrath, *D. halophilum* Huth, *D. sergii* Wissjul., *D. somcheticum* Conrath); 150. *D. semibarbatum* Bienert (*D. zalil* Aitch. et Hemsl.); 151. *D. semiclavatum* Nevski; 152. *D. sordidum* Cuatrec.; 153. *D. szowitsianum* Boiss. (*D. thyrsiflorum* Pall., *D. tricolor* Bernh.); 154. *D. tuberosum* Auch. (*D. caerulescens* Freyn); 155. *D. turkmenum* Lipsky (*D. pilosulum* B. Fedtsch.).

Sp. inexplor. 156. *D. chodatii* Oppenh.; 157. *D. chitralense* H. Riedl; 158. *D. decoloratum* Ovcz. et Koczk.; 159. *D. edelbergii* Rech. f.; 160. *D. nuristanicum* Tamura; 161. *D. nydeggeri* Hub.-Mor.; 162. *D. ovczinnickovii* R. Kam. et Pissjauk.; 163. *D. pavlovii* R. Kam.; 164. *D. popovii* Pachom.; 165. *D. sylvaticum* Pomel; 166. *D. ursinum* Rech. f.; 167. *D. vanense* Rech. f.

Subsect. Caroliniana Malyutin subsect. nov. — Radix tuberiformis; semina squamosa; petalum appendiculatum. America borealis. Typus: *D. carolineanum* Walt.

Sp. incl.: 168. *D. carolineanum* Walt. (*D. azureum* Mich., *D. nortonianum* Mack. et Bush); 169. *D. vimineum* D. Don; 170. *D. virescens* Nutt. (*D. albescens* Rydb., *D. camporum* Greene, *D. confertiflorum* Wooton, *D. macroceratilis* Rydb., *D. penardi* Huth, *D. wootonii* Rydb.).

Sp. inexplor. 171. *D. subscandens* Ewan; 172. *D. treleasei* Bush.

Species inexploratae e subgen. *Delphinastrum* et *Oligophyllon* : 173. *D. disjunctum* Ewan; 174. *D. pomense* W. T. Wang; 175. *D. sino-pentagynum* W. T. Wang.

Subgen. *Delphinium*. Plantae annuae; semina globosa vel subglobosa, squamosa. Europa, Asia, Africa. Typus: *D. peregrinum* L.

Sect. *Anthriscifolium* W. T. Wang, 1962, Acta Bot. Sinica, 10 : 277.

Petala inferiora laminis bifidis. China. Typus: *D. anthriscifolium* Hance.

Sp. incl.: 1. *D. anthriscifolium* Hance (*D. calleryi* Franch., *D. cavaleriense* Lévl. et Vaniot, *D. cerefolium* Lévl. et Vaniot, *D. exiguum* Pritz., *D. kweichowense* W. T. Wang, *D. minutum* Lévl. et Vaniot, *D. robertianum* Lévl. et Vaniot, *D. savatieri* Franch.).

Sect. *Delphinium*. — *Delphinium* sect. *Delphinellum* DC. 1818, Syst. 1 : 340. Petala inferiora laminis integris. Europa, Africa, Asia. Typus: *D. peregrinum* L.

Sp. incl.: 2. *D. balansae* Boiss. et Reut.; 3. *D. balcanicum* B. Pawł.; 4. *D. cinereum* Boiss.; 5. *D. cossonianum* Batt.; 6. *D. davisii* Munz (*D. bithynicum* Davis, *D. sintenisii* Freyn); 7. *D. gracile* DC.; 8. *D. halteratum* Sibth. et Sm. (*D. confertum* Guss., *D. longipes* Moris.); 9. *D. helenicum* B. Pawł.; 10. *D. hirschfeldianum* Heldr. et Holzm.; 11. *D. nanum* DC.; 12. *D. obcordatum* DC. (*D. macropetalum* DC.); 13. *D. peregrinum* L. (*D. bovei* Decne., *D. eriocarpum* (Boiss.) Halácsy, *D. forskölii* Reichb., *D. junceum* DC., *D. subvelutinum* Heldr., *D. trigynum* Desf.); 14. *D. sheilae* Kit Tan; 15. *D. syncarpum* Freyn; 16. *D. verdunense* Balbis (*D. carumnae* Lapeyr., *D. cardiopetalum* DC., *D. tribracteolatum* DC.); 17. *D. virgatum* Poir.

Subgen. *Staphisagria* (DC.) Peterm. 1846. Analyt. Pflanz.: 15. — *Delphinium* sect. *Staphisagria* DC. 1818. Syst. 1 : 340. — Genus *Staphisagria* (DC.) Spach, 1839, l. c.: 347.

Plantae biennes; semina maxima, reticulato-rugulosa. Europa, Asia, Africa. Typus: *D. staphisagria* L.

Sp. incl.: 1. *D. pictum* Willd. (*D. maritimum* Cavan.); 2. *D. requienii* DC. (*D. moschatum* Soleir); 3. *D. staphisagria* L. (*D. confusum* Lowe, *D. officinale* Wenderoth, *D. staphydium* St. Lag.).

Plantae hybridae et nomina nuda: *D. alopecuroides* hort. ex Florist, 1863; *D. azureum* hort. ex Vilmorin, 1778; *D. barlowii* hort. ex Lindley, 1837; *D. belladonna* hort. ex Flor. Cabinet, 1857; *D. caerulescens* hort. ex Paxton, 1849; *D. coelestinum* hort. ex Haage et Schmidt, 1880; *D. conspicuum* hort. ex Kelway, 1881; *D. crassicaule* hort. ex Hartweg, 1811; *D. cultorum* Voss, 1896; *D. flexuosum* Raf., 1818; *D. fulgens* hort. ex Lemoine, 1852; *D. hendersonii* (Henfrey) W. Thomson, 1852, *D. hybridum* L., 1764; *D. kotule* B. Pawł., 1956; *D. lazulinum* Reichenb., 1832; *D. magnificum* Paxton, 1849; *D. melanopetalum* hort. ex Haage et Schmidt, 1880; *D. mixtum* Loisel.; 1810, *D. neglectum* Colla, 1825; *D. pawlowskii* Dost., 1950; *D. perfectum* hort. ex Oudemann, 1865; *D. pseudoperegrinum* Fisch., 1815; *D. pulchrum* hort. ex Van-Houtte, 1868; *D. ranunculiflorum* hort. ex Oudemans, 1865; *D. ruysii* hort. ex Ruys, 1934; *D. serotinum* hort. ex Sterler, 1821; *D. sibiricum* hort. ex Linnean Bot. Garden, 1858; *D. sulcatum* Burd. ex Colla, 1833; *D. sulphureum* hort. ex Haage et Schmidt, 1880; *D. truncatum* hort. ex Haage et Schmidt, 1880; *D. ussuriense* hort. ex Haage et Schmidt, 1880; *D. vernale* hort. ex Loddig., 1818; *D. vitifolium* Willd., 1840.

В заключение благодарю А. К. Скворцова за ценные советы в работе над рукописью и за просмотр латинских диагнозов.

ЛИТЕРАТУРА

Буш Н. А. Ranales. — В кн.: Кузнецов Н. И., Буш Н. А., Фомин А. В. Материалы флоры Кавказа. 1901—1903, ч. 3, вып. 3, с. 33—208. — *Галушко А. И.* Новые таксоны. 2. — Нов. сист. высш. раст., 1976, т. 13, с. 250—255. — *Димитрова В. Н. Oligophyllon* — новый подрод рода *Delphinium* L. — Нов. сист. высш. раст., 1969, т. 6, с. 64—66. — *Липский В. И.* Флора Кавказа. — Тр. Тифл. бот. сада, 1899, вып. 4, с. 1—584. — *Малютин Н. И.* Филогения и систематика рода *Delphinium* L. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 12, с. 1710—1722. — *Федоров Ан. А.* Флора Юго-Западного Китая и ее значение для познания растительного мира Евразии. — В кн.: Комаровские чтения. X. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 24—50. — *Федченко О. А., Федченко Б. А. Ranunculaceae* русского Туркестана. — Тр. об-ва естествоисп. при Казанск. ун-те, 1899, т. 33, вып. 3, с. 1—80. — *Brühl P., King G.* A century of new and rare Indian plants. — An. Bot. Gard. Calcutta, 1896, N 5, p. 90—109. — *Davis K. C.* Native and Garden Delphiniums of North America. — Minnesota Bot. Stud., 1900, ser. 2, N 4, p. 431—457. — *De Candolle A. P.* Regni vegetabilis systema naturale. Paris, 1818, vol. 1, p. 340—364. — *Ewan J.* A synopsis of the north american species of *Delphinium*. — Univ. Colorado Stud., 1945, ser. D, vol. 2, N 2, p. 55—244. — *Franchet A.* Exposition synoptique et description des *Delphinium* de la Chine. — Bul. Soc. Philom. Paris, 1893, N 5, p. 157—187. — *Graebner P. Delphinium.* — In: *Ascherson P., Graebner P.* Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Berlin, 1929, Fas. 2, S. 672—707. — *Gray A. Delphinium*, an attempt to distinguish the north american species. — Bot. Gaz., 1887, vol. 12, N 3, p. 49—54. — *Gray S. F.* A natural arrangement of British plants. London, 1821, vol. 2, p. 711. — *Hitchcock C. L., Cronquist A.* Flora of the Pacific Northwest. Washington, 1974, p. 1—730. — *Huth E.* Monographie der Gattung *Delphinium*. — Bot. Jahrbücher, 1895, Bd 20, S. 322—499. — *Munz P. A.* A synopsis of the Asian species *Delphinium*, sensu stricto. — J. Arnold Arboretum, 1967—1968, vol. 48, N 3, p. 249—302. — *Pawłowski B.* Studien über mitteleuropäische *Delphinium* aus der sogenenten section *Elatopsis.* — Bul. Int. Acad. Polon. Sci. et Let. Cracovie, ser. B, 1934, vol. 1, N 1, p. 29—49. — *Pawłowski B.* Despositia systematica specierum europaearum generis *Delphinium* L. — Fragmenta Floristica et Geobot., 1963, vol. 9, N 4, p. 429—446. — *Petermann W. L. Delphinium.* — In: Analytischer Pflanzenschlussel für botanische Excursionen in der Umgegend von Leipzig. Leipzig, 1846, S. 14—15. — *Spach E.* Histoire naturelle des vegetaux. Phanerogames. Paris, 1839, vol. 7, p. 336—359. — *Turczaninow N.* Animadversiones ad primam partem herbarii Turczaninowiani, nunc Univeritatis Caesareae Charcowiensis. Charcowieae, 1855. 59 p. — *Turrill W. B. Delphinium stapeliosum.* — Bot. Mag., 1963, vol. 174, tab. 402. — *Wang W. T.* Critical review of the genus *Delphinium* from the Ranunculaceous flora of China. — Acta Bot. Sinica, 1962, vol. 10, N 1, p. 59—89; N 2, p. 137—165; N 3, p. 264—284.

Марфино Московской обл.

Получено в окончательной редакции 19 III 1985.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.753 (47+57) : 561

Н. С. Снигиревская

К ВОПРОСУ ОБ ОХРАНЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

N. S. SNIGIREVSKAYA. TO THE PROBLEM OF THE PRESERVATION OF FOSSIL PLANT LOCALITIES

Обсуждается значение палеоботанических исследований для решения многих проблем фундаментальной науки, а также геологической практики. Секцией палеоботаники Всесоюзного ботанического общества ставится вопрос об организации охраны наиболее ценных местонахождений ископаемых растений, находящихся под угрозой уничтожения. Предлагается форма заявки на выделение наиболее важных палеоботанических объектов в качестве государственных памятников природы.

Познание эволюции растительного мира, его временнóй и пространственной дифференциации, выявление хронологии развития отдельных таксонов, создание достоверных концепций происхождения и расселения первых наземных, или, например, цветковых растений, немыслимы без изучения их ископаемых представителей. Построение филогенетического древа высших растений возможно лишь при условии овладения тем огромным арсеналом знаний, которые накоплены на сегодняшний день мировой палеоботаникой с учетом ее новейших достижений и открытий.

Современные представления о морфологической эволюции высших растений основываются на синтезе палеоботанических данных о последовательности появления в ходе геологической истории отдельных тканей и органов (например, корней или листьев, проводящей системы или устьиц, камбия или перфораций в сосудах, гетероспории или покрытосемянности и пр.) и наблюдений над живыми растениями. Палеоботанические исследования постоянно обогащают новыми данными и выводами теломную теорию (Zimmermann, 1952, 1959; Тахтаджян, 1954, 1956, 1978) — одного из важных и наиболее остроумных инструментов в интерпретации основных путей эволюции многоклеточного организма высшего растения от примитивной и одновременно очень простой формы типа куксонии или ринии до такого сложнодифференцированного и совершенного представителя современного царства растений, каким является, например, орхидея.

Как известно, большинство палеоботанических исследований связано с реконструкцией флор разных периодов геологической истории. Проводимый при этом анализ систематического состава, возраста и происхождения слагающих флору элементов, их географических связей и путей миграции дает в руки исследователей надежное основание для широких обобщений в области палеофитогеографии, в частности в том числе палеофлористического районирования (Криштофович, 1937; Радченко, 1957; Obrhel, 1962; Тахтаджян, 1966; Вахрамеев и др., 1970; Tenčov, 1975; Нозик, Фисуненко, 1979, и др.).

Велико значение палеоботаники для реконструкции климата прошлых геологических эпох и условий произрастания древних растений (см., например, Дорф, 1968; Красилов, 1972; Chaloner, Creber, 1973; Scott 1980; Creber, Chaloner, 1984).

Проблема эволюции жизненных форм высших растений может обсуждаться только в свете данных об ископаемых находках. Первичность травянистых форм наземных высших растений и вторичность древесных уже никем не оспариваются. Если в силуре были найдены только травы, то ископаемые находки девона показали, что с его середины уже появились кустарники (аневрофитовые), древовидные (ликоподиофиты) и в конце девона — настоящие древесные растения (археоптерисовые).

Как показывают находки, достоверная история первых наземных высших растений — куксоний — восходит к среднему силуру, отстоящему от нас более чем на 400 млн лет назад (Banks, 1970; Edwards, Davies, 1976; Edwards, Feehan, 1980). Общепринятое представление о бедности растительного мира силура основывается на скудных остатках того времени, дошедших до нас всего в виде нескольких форм растений. Однако регистрация в силуре представителей уже двух отделов высших растений — риниофитов (например *Cooksonia* и *Steganotheca*) (Stewart, 1983) и ликоподиофитов (*Baragwanathia*) (Garratt, 1981) — позволяет предполагать, что в действительности растительный мир этого периода был намного богаче. Кажущееся однообразие растительного покрова суши силура, по-видимому, основано на преимущественном сохранении в известных на сегодняшний день немногочисленных захоронениях однотипных растительных ассоциаций, приуроченных к одинаковым экологическим нишам.

На территории СССР остатки наиболее примитивных наземных высших растений известны на Украине в Подолии (Ищенко, 1975) и в Казахстане (Сенкевич, 1959, 1963). При этом следует подчеркнуть, что исследования этих растений в нашей стране только начаты, их необходимо углублять и расширять.

Разрез силура в Подолии является опорным для территории СССР и мировым парастратотипом границы силура и девона (Силурийская система, 1965; Никифорова и др., 1968; Стратиграфия УССР, 1974). Область распространения пограничных отложений частично находится на территории ряда геологических заказников (Геологические памятники Украины, 1985). Однако значительная часть классических разрезов оказалась под угрозой уничтожения. Задача палеоботаников — принять безотлагательные меры для тщательной и всесторонней охраны всех известных местонахождений первых наземных высших растений и выделения их в памятники всесоюзного значения. Одновременно необходимо организовать их всестороннее комплексное исследование. Есть все основания предполагать, что это приведет к новым открытиям и позволит глубже понять закономерности ранней эволюции наземных растений и пути колонизации ими суши.

Как показывают ископаемые находки, в девоне появились представители почти всех (кроме псилотофитов и цветковых) отделов высших растений: риниофитов, зостерофиллофитов, бриофитов, ликоподиофитов, эквизетофитов, полиподиофитов и голосеменных. Из них первые 2 не дожили до наших дней, однако 5 сохранили основные черты возникшей около 400 млн лет назад структурной организации, претерпев на определенных фазах истории Земли таксономическое преобразование, отдельные этапы которого используются палеоботаниками для соответствующего временнóго расчленения заключающих их геологических отложений, т. е. для стратиграфии. Новообразованием позднего мезозоя были цветковые, наиболее древние достоверные находки которых датируются ранним мелом, отстоящим от нас приблизительно на 120 млн лет (Тахтаджян, 1980).

Несмотря на большой вклад палеоботаников в дело изучения девонских растений, флора этого важного периода геологической истории нашей страны изучена недостаточно. Особый интерес представляют вымершие в палеозое и во многих отношениях загадочные «древовидные» растения из группы нематофитов, «стволы» которых, состоящие из переплетения трубочек разной величины, иногда достигают 1 м в диаметре. По мнению одних исследователей (см., например, Криштофович, 1957), они представляли собой особый отдел высших растений, однако большинство склоняются к тому, что они были скорее группой, родственной водорослям (Banks, 1972). Окаменелые «стволы» этих растений широко распространены в верхнесилурийских и нижне-среднедевонских отложениях Европы и Северной Америки (Banks, 1972). На территории СССР они известны, например, в Прибалтике и Ленинградской обл. (Геккер, 1935; Криштофович, 1957; Основы палеонтологии, 1963). Нередко они выставляются в качестве экспонатов в краеведческих музеях, например в г. Печоры Псковской обл. или в г. Луге Ленинградской обл. Недавние находки в Ленинградской обл. (сборы И. В. Котлуковой) позволяют предполагать, что, помимо *Nematophyton*, в наровском горизонте встречаются также остатки «стволов» *Germanophyton* (Hoeg, 1942), что в значительной мере повышает научную ценность местонахождений. Работы по охране геологических памятников Ленинградской обл. успешно начаты Ленинградской экспедицией Северо-Западного геологического управления (Котлукова, Будрин, 1984). Местонахождения проблематичных девонских растений заслуживают выделения в особые палеоботанические памятники всесоюзного значения и нуждаются в комплексных исследованиях. Одновременно необходимо анатомо-морфологическое изучение нематофитовых с применением методики послойных расчисток и препарирования растений непосредственно в обнажениях (Снигиревская, 1984б), что позволит решить проблему реконструкции их внешнего вида.

Поздний девон был временем появления первых древесных растений Земли, которыми были очень своеобразные гетероспоровые растения из отдела полиподиофитов — археоптерисовые, их остатки в виде отпечатков и окаменелостей известны практически во всех флорах верхнего девона в северном полушарии (Beck, 1981; Lemoigne et al., 1983; Снигиревская, 1985). Будучи приуроченными к низким широтам позднедевонских материков — Еврамерийского, Казахстанского и Сибирского (Ушаков, Ясаманов, 1984) — археоптерисовые, по-видимому, составляли зональный тип лесной растительности, характерный для экваториального пояса и области тропических муссонов. Внутризональные особенности климата нашли отражение в строении древесин археоптерисовых — у одних растений экваториального пояса (Донбасс) кольца прироста отсутствуют, а у других (Тиман) они выражены хорошо (Снигиревская, 1986б). Будучи эдификаторами лесной растительности и образователями нового типа ландшафтов археоптерисовые сыграли важную роль в эволюции Земли (Beck, 1981; Снигиревская, 1985).

Очевидно, появление первых лесов не могло не повлиять на состав атмосферы и динамику накопления органического углерода суши. Это необходимо учитывать при реконструкции биосферы девона. Широкое распространение археоптерисовых лесных сообществ сыграло важную роль в формировании лесных почв, уменьшении поверхностного стока вод, скорости и масштабов процессов эрозии (Снигиревская, 1984б). Трудно согласиться с мнением о якобы «слабых противоэрозионных и почвообразующих свойствах» палеозойских растений и их низкой расселительной способности (Пономаренко, 1984). Древесные растения, как известно, являются жизненной формой, максимально приспособленной к условиям наземного обитания, и характеризуются большой пластичностью и высокой потенциальной способностью к возобновлению и расселению.

Археоптерисовые — одна из наиболее важных групп вымерших растений, вокруг которой вот уже на протяжении четверти века идут оживленные дискуссии. Анатомическое исследование в 60-х годах текущего столетия стеблей археоптериса, известного науке около двух веков, позволило установить его идентичность со стволами калликсилона, который ошибочно относили к кордаитовым (Beck, 1960a, b). Это привело к необходимости переосмысливания целой ветви филогенетического древа (Beck, 1962, 1976; Bonamo, 1975; Тахтаджян, 1978; Снигиревская, 1984а, 1985). Время появления кордаитовых оказалось значительно более поздним, а археоптерисовые стали рассматриваться одними исследователями как родоначальная группа для возникновения голосеменных (Beck, 1962, 1981; Meyen, 1984), а другими как боковая линия эволюции (Banks, 1968; Снигиревская, 1984а, б, 1985).

Исследователи нашей страны располагают богатейшими, кажущимися неисчерпаемыми местонахождениями флор девона. Многие из них оказались в очень населенных и промышленно развитых районах страны и находятся под угрозой, если не уничтожения, то значительного нарушения. Например, к их числу относятся классические местонахождения верхнедевонских растений в южном Донбассе, которые изучены еще недостаточно. Из окрестностей пос.

Раздольное (б. Большой Каракубы) были описаны первая верхнедевонская флора Донбасса (Шмальгаузен, 1984), а также многие важные в научном и практическом отношениях роды, как например, *Callixylon* (Залесский, 1911), который после его описания именно в этом классическом для него местонахождении в течение двух десятилетий был отмечен практически во всех флорах верхнего девона Европы и Северной Америки (Beck, 1981; Lemoigne et al., 1983) и приобрел огромное стратиграфическое значение. В южном Донбассе была сделана единственная в мире находка корневой системы археоптериса в органической связи со стволом (Снигиревская, 1983, 1985), что позволило предложить новую реконструкцию его внешнего вида.

Упомянутые местонахождения верхнедевонских растений, в частности по левому берегу р. Мокрой Волновахи, находятся под угрозой разрушения, так как балки с обнажениями пород используются под свалку мусора, несмотря на то, что район их распространения входит в территорию Раздольненского геологического заказника (Геологические памятники Украины, 1985). Посильные меры по их охране осуществляет совхоз Каракубский.

Не менее важные местонахождения верхнедевонских флор в южном Донбассе известны также в районе пос. Стылы, как выше, так и ниже по течению р. Мокрой Волновахи (Ищенко, 1965). Правда, некоторые местонахождения, как, например, в балке Гадючьей, уже уничтожены в связи с разработкой известняков на щебень. Большинство обнажений с растительными остатками находится на территории геологического заказника, охрану которого обеспечивает колхоз им. Ф. Э. Дзержинского (Геологические памятники Украины, 1985).

Следует обратить особое внимание на охрану выходов вулканогенно-осадочных пород в верховьях балки Василь-Тарама, начинающейся у бывшего Агрокомбината (Ищенко, 1965), с уникальными по сохранности отпечатками и окаменелостями облиственных вегетативных и генеративных побегов археоптерисовых (Снигиревская, 1986б), а также в балке Елена-Тарама непосредственно ниже по течению горы Маф-Хая на левом берегу Стыльского водохранилища по р. Мокрой Волновахе (Zalesskij, 1931; Ищенко, 1961, 1965; Снигиревская, 1983, 1984а, б). Отсюда Залесский описал очень важную с точки зрения эволюции плауновидных «хелениевую» флору, вошедшую в литературу под ошибочным названием «лепидодендропсисовой» (Jongmans, 1954) и относимую Т. А. Ищенко (1961) к раннему турне. Открытие богатого местонахождения древесин археоптерисовых в вулканогенных породах непосредственно выше горизонта с «лепидодендропсисовой» флорой (Снигиревская, 1983, 1984а, б) и комплекса аневрофитовых в осадочных породах (аркозовых песчаниках) над прослоем конгломератов, условно принятых за границу между девоном и карбоном, позволило с уверенностью отнести горизонты с флорой в балке Елена-Тарама к верхнему девону и считать их синхронными с толщей вулканогенных пород с аналогичной флорой хелений и археоптерисов в районе пос. Раздольное. Местонахождения в балке Елена-Тарама и береговых обнажениях Стыльского водохранилища ниже по течению реки прекрасно сохранялись на протяжении многих лет. Выпас скота ни в коей мере не мешал, напротив, поддерживал хорошую обнаженность основных точек с ископаемыми флорой и фауной. Однако проводимая в последние годы распашка непосредственно ниже по течению р. Мокрой Волновахи от горы Маф-Хая оказалась губительной для ряда точек, так как балки с обнажениями флороносных горизонтов использовались для сбрасывания камней и сухих растений со склонов.

Все местонахождения верхнедевонских растений в южном Донбассе, как и разрезы известняков с богатой фауной, перекрывающие континентальные осадки, в течение более 50 лет являются объектом пристального изучения участниками межведомственных стратиграфических комиссий и международных конгрессов по геологии и ботанике. Сохранение для науки этих памятников прошлого — наша обязанность. Местонахождения девонских растений в южном Донбассе нуждаются в дальнейшем изучении и заслуживают выделения в государственные памятники природы всесоюзного значения.

Следует подчеркнуть, что сохранение известных местонахождений ископаемых флор (например, девонских и каменноугольных в Донбассе, каменноугольных, пермских и триасовых в Тунгусском и Кузнецком бассейнах, неогеновых в Казахстане и пр.) в форме заповедных участков представляет интерес с точки зрения возможности повторных сборов, статистической обработки материала, его ревизии, в частности с привлечением новых методов. Например, ревизия одного из богатейших и важных в стратиграфическом отношении местонахождений плауновидных в раннем триасе Поволжья, описанных в свое время как *Pleuromeia rossica* Neub. (Нейбург, 1960), дала возможность И. А. Добрускиной (1985) выделить новый род *Lycomeia*, а также пересмотреть систематический состав сем. *Pleuromeiaceae*. Повторные сборы и применение анатомического метода позволили изучить внутреннее строение и жизненную форму рода *Pleuromeia*, уже известного науке на протяжении 150 лет, а также показать его родственные связи с чалонериевыми и тахтаджянодоксовыми (Снигиревская, Сребродольская, 1986). При этом следует подчеркнуть, что заново были изучены материалы из местонахождений с о. Русского на Дальнем Востоке, известных уже более 50 лет и описанных впервые А. Н. Криштофовичем в 1923 г. Многие вопросы систематики и морфологии триасовых плауновидных до сих пор остаются нерешенными, поэтому их местонахождения необходимо тщательно охранять и объявить их также памятниками природы всесоюзного значения.

Среди местонахождений ископаемых флор особое место занимают захоронения древесины, которые представляют собой ценнейший материал для реконструкции флоры и растительности лесных сообществ того или иного периода, а также успешно используются для датировки вмещающих их отложений. Между тем многие местонахождения окаменелых древесин в населенных районах страны (например, в пос. Марьевка в Донбассе в среднекарбоновых «табачковых» песчаниках, близ пос. Осиновое Новопсковского р-на Ворошиловградской обл. в эоценовых кварцитовых песчаниках) находятся под угрозой полного уничтожения, хотя они еще не изучены палеоботаниками. Объясняется это тем, что, как правило, окаменелые древесины встречаются в аллювиальных песчаниках — одном из наиболее распространенных природных строительных материалов, которые в случае их выхода на дневную поверхность всегда интенсивно разрабатываются. Так, в марьевских и осиновских карьерах они вместе с песчаниками идут на изготовление щебня, а в осиновском, кроме того, по мере выборки песчаников также используются как сырье для ювелирной промышленности. Охрана хотя бы отдельных участков этих местонахождений может предотвратить полную потерю этих важных для науки документов лесных ландшафтов прошлого.

Реконструируя флору и растительность прошлых геологических эпох, палеоботаники встречаются нередко с большими трудностями, вызванными тем, что остатки ископаемых растений оказываются захороненными в местах, в определенной степени удаленных от произрастания материнских растений. В этом случае привлечение тафономических методов (например, Радченко, 1957, 1964; Ильинская, 1958; Фисуненко, 1973, и др.) позволяет разобраться в процессах переноса и захоронения растений и нередко дает в руки исследователей убедительный материал для выявления экологических условий обитания растений. Весьма эффективен при этом также, особенно при анализе флор третичного периода, актуалистический подход. М. Г. Попов (1983 : 134) высоко оценивал возможности палеоботаники в определении «экологического типа ископаемой покрытосеменной флоры: является ли она тропической, субтропической или холодной, аридной или гумидной; эти указания очень ценны». Представления о тургайской и полтавской флорах, развиваемые Криштофовичем (1955) на основании тщательного и всестороннего анализа третичных флор Евразии, фактически базируются на существовании двух основных экологических типов флор — умеренной или теплоумеренной и субтропической (Тахтаджян, 1966; Жилин, 1984а, б).

Наиболее информативными с точки зрения реконструкции условий являются захоронения in situ или близ мест произрастания растений. Так, в отложениях разного возраста встречаются стволы деревьев, захороненные вертикально, как, например, в юрских отложениях Мангышлака, неогеновых отложениях Годердзского перевала (Шилкина, 1958; Каталог. . ., 1973) и пр. Известны прижизненные захоронения травянистых растений в вулканогенных осадках, как, например, хелений в верхнедевонских отложениях южного Донбасса (Zalesskij, 1931), полушниковых в раннетриасовых отложениях Тунгусского бассейна (Снигиревская, 1980а, б).

Примером захоронения in situ может быть знаменитая «лотосовая линза» в местонахождении Алтын-Шокысу в Приаралье (Жилин, Снигиревская, 1974). Оно замечательно тем, что по периферии линзы захоронены листья древесных растений типичной тургайской флоры, а в ее центральной части находится прижизненное захоронение зарослей *Nelumbo protospeciosa* Sap., а также единичных растений *Salvinia mildeana* Goepp. и *Trapa* sp. Местонахождение представляет собой серию захороненных одна над другой популяций лотоса, причем в самом верхнем горизонте наблюдаются вертикально стоящие щитовидные листья, засыпанные мощной толщей песка за короткое время в период активного цветения и плодоношения лотоса. По-видимому, заросли лотоса произрастали в условиях дельты небольшой, но в определенное время года полноводной реки, где периодическое отложение массы песка, захоронявшего заросли водных растений, происходило на фоне опускания территории. Следует отметить, что родовой состав ассоциации водных растений идентичен наблюдаемому в наше время, например, в дельте Волги. Что же касается лотоса, произраставшего на территории Приаралья около 20 млн. лет назад, то он практически не отличается от современного лотоса орехоносного, известного, например, в той же дельте Волги.

В настоящее время это некогда богатое местонахождение с отпечатками и мумифицированными остатками корневищ, корней, листьев, плодов и даже лепестков лотоса почти исчерпано многочисленными экспедициями, постоянно работающими в Казахстане. Необходимо в срочном порядке добиться охраны оставшейся части этого в полном смысле уникального уголка природы навсегда ушедшего прошлого.

Заслуживают охраны довольно распространенные, например, в третичных отложениях Армении (Каталог. . ., 1973) или четвертичных осадках Горного Крыма (Тесленко, Баженова, 1976) остатки растений в травертинах, образованных на месте минеральных источников, в которые попадали листья с близрастущих деревьев. Ценность этих захоронений в том, что они, как правило, отражают состав горных лесов, в то время как захоронения «листовых флор» в кластических осадках и растения в угольных месторождениях характеризуют низинные леса, находящиеся близ области бассейнового осадконакопления.

Поистине музеями под открытым небом можно назвать угольные бассейны страны — эти остатки целых некогда существовавших болотных экосистем, остановившихся в развитии и зафиксированных в породах в их прижизненном пространственном залегании. В условиях угольных бассейнов независимо от их возраста можно наблюдать все переходы от когда-то активно функционировавшего сообщества с торфяной залежью до водоема с обширным зеркалом воды, к моменту образования которого затухало торфонакопление и поверх торфяной залежи начиналось отложение осадков, со временем превратившихся в так называемые вмещающие угли породы.

Представления о смене растительности болот во времени и климатических флуктуациях при ритмических колебаниях земной коры в области бассейнов на фоне ее постепенного опускания (см., например, Геология месторождений. . ., 1963) основываются на изучении растительных остатков, заключенных как непосредственно в угольных пластах, так и во вмещающих их породах. Повторение в относительно короткие интервалы геологического времени сходных условий среды и адаптированных к ним близких по составу болотных сообществ, что отмечается, например, для среднекарбоновых флор Донбасса, может служить ярким примером явления рекурренции.

Ископаемый материал в углях очень разнообразен — это и отпечатки растений, и их фитолеймы, споры и пыльца высших растений, споры, мицелий и плодовые тела грибов, водоросли, полуокаменелые остатки растений, известные, например, в каменных углях Донбасса и Кузбасса, под названием угольных почек, а также окаменелые, углефицированные и лигнифицированные древесины. Если споры и пыльца, рассеянные в углях и окаменелых торфах, в определенной степени могут быть заносными, то макроскопические остатки за редким исключением захоронены в углях in situ или близ мест произрастания материнских растений. Обширная фитомасса, из которой образовалось большинство углей, была продуктом жизнедеятельности болотных сообществ. Помимо уникальной возможности для изучения флористического состава этих сообществ, морфологии и анатомии, а также репродуктивной биологии древних растений, в условиях угольных бассейнов можно в деталях изучить болотные почвы прошлых геологических эпох, понять их состав, структуру и закономерности эволюции (см., например, Феофилова, 1975).

Несмотря на многолетний опыт эксплуатации отечественных угольных месторождений, до сих пор не вполне установлен характер исходных растительных сообществ. Уже в 1907 г. Криштофович в статье «О происхождении и составе каменного угля» писал, что есть опасность «сжечь последний кусок каменного угля, так и не добившись тайны его происхождения» (с. 44). Он призывал ученых стать «на путь кропотливого изучения структуры и состава каменного угля» (там же). Одними из наиболее важных в изучении растений, слагающих палеозойские угли нашей страны, до 1917 г. были работы М. Д. Залесского (1914, 1915), которые в значительной мере определили направление исследования углей в советское время. Хорошо известен вклад советской школы углепетрографов в область микроскопического изучения растительных остатков в углях (Снигиревская, 1986).

Появление новых методов микроскопического изучения углей значительно расширяет возможности для исследования структуры растений-углеобразователей. Так, метод ионного травления, разработанный Л. Я. Кизильштейном и А. Л. Шпицглузом (1982, 1984), позволил изучить в углях высокой степени метаморфизма — антрацитах — ультрамикроскопическое строение клеточных оболочек и органелл ископаемых растений. Это открывает широчайшие возможности для интерпретации функционального назначения многих тканей у вымерших растений палеозоя. Есть основание считать, что появление этих работ знаменует собой рождение новой отрасли науки — цитологии ископаемых растений, или палеофитоцитологии.

Известно, что разработка угольных месторождений ведется открытым и закрытым способами, т. е. с помощью системы шахт, как, например, в Донбассе, там необходимо особо позаботиться об охране редких выходов каменных углей на дневную поверхность. Так, знаменитое местонахождение Карагуз (Фисуненко, Щеголев, 1975) близ г. Лутугино, постоянно посещаемое экскурсиями геологов и палеоботаников — участников межведомственных совещаний и международных геологических и ботанических конгрессов, находится под угрозой полного уничтожения. Расположенное в 100 м от него также очень ценное местонахождение среднекаменноугольных растений прекрасной сохранности уже уничтожено целиком городской свалкой. Для сохранения уникального памятника Карагуз, представленного останцом среднекарбоновых пород с выходами двух угольных пластов и богатой, очень хорошей сохранности флорой во вмещающих породах, необходимо принять срочные меры, которые бы предотвратили гибель этого важного документа летописи Земли.

По мере выборки углей потенциальная информация, заключенная в них о растительном мире болотных экосистем прошлого, катастрофически сокращается. В связи с этим представляется необходимым создание своего рода охранных зон как в системе открытых разработок, так и в шахтах для спасения наиболее важных в научном и практическом отношениях разрезов для будущих поколений исследователей и поисковиков.

Массовые разработки углей, особенно открытые, связаны с вскрытием мощных толщ разного возраста, буквально переполненных остатками растений и животных. Оказываясь на дневной поверхности, они быстро выветриваются, разрушаются и теряют признаки, необходимые для их определения и последующего изучения. Ископаемые растения и животные безвозвратно гибнут при разработке годных для керамической промышленности глинистых пород (Светлановские карьеры в Донбассе), при обогащении для строительных целей известняков и песчаников (рудник Дальний, в Донбассе). Было бы, по-видимому, не лишним создание на месте таких разработок особых хранилищ по типу сборных помещений строительных складов для временного хранения ископаемых находок.

Хорошо известно большое практическое значение палеоботанических исследований. Палеоботаники, вооруженные знанием того, с помощью каких приемов и методов изучать и определять ископаемые остатки растений, как использовать полученные данные для интерпретации возраста отложений, вступают в область биостратиграфии, геологической науки, которая лежит в «основе расчленения осадочных пород по комплексам органических остатков» (Тесленко, 1976 : 30). Однако не все органические остатки могут использоваться для этого, а лишь так называемые руководящие комплексы или формы. Такие растения (и животные) или их группы «характеризуют данный отрезок геологического времени, данное геохронологическое подразделение международной шкалы» и потому могут «использоваться для определения возраста стратиграфических подразделений» (Халфин, 1980 : 89). При этом общепризнано, что «только палеонтологические признаки могут быть использованы для стратиграфических сопоставлений в пределах крупных участков земной поверхности в целом» (Леонов, 1956). Это положение касается как животных, так и растительных остатков. Например, никто не сомневается в стратиграфическом значении диатомовых водорослей или археоптерисовых, лигиноптеридовых семенных папоротников или рода плевромейя для глобальных корреляций геологических отложений. Именно на основании изучения последовательного появления и исчезновения в осадочных породах остатков растений и животных методом корреляции проводится определение относительного возраста отложений. Особое значение при этом приобретают эталонные флоры (Dorf, 1942; Жилин, 1984б, 1985). Следует с сожалением отметить, что определение абсолютного возраста пород с помощью методов, основанных на явлении радиоактивного распада, все еще недостаточно производится в практике стратиграфических исследований.

Палеоботаники (включая палеопалинологов, палеоальгологов и др.), как и палеозоологи, обычно дают довольно точный ответ на вопрос геологов-практиков о возрасте тех или иных осадочных пород. При этом достоверность датировок и стратиграфических привязок зависит от опыта, владения методами и степени развития научной интуиции исследователя. Иногда он встречается с непредвиденными методическими трудностями, преодоление которых — залог успешного решения вопроса, в отложениях какого возраста, или в толще какого яруса или свиты ведут наблюдения геологи-съемщики, в недрах какого времени пролегают трудные пути буровиков в поисках нефти, газа и других полезных ископаемых или угольщиков, проходящих глубоко под землей многометровые толщи пород, чтобы выдать на гора «солнечный камень». Своевременный ответ на заданный вопрос нередко сокращает во много раз тернистый путь поиска, делает его более целенаправленным.

На протяжении многих лет между лабораторией палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и многочисленными отраслевыми институтами Министерства геологии и производственными геологическими объединениями, как например, Аэрогеология, Донбассгеология и другими учреждениями, существуют прочные связи. Как показал опыт, так называемая трехзвенная система внедрения результатов фундаментальных исследований (Лидоренко, 1976) оказалась весьма эффективной и стала традиционной для палеоботаников. Палеоботанические исследования, какого бы возраста они не касались, всегда связаны одновременно с решением вопросов как ботанической науки, так и геологической практики. Как принято говорить, палеоботаника стоит на стыке нескольких наук — ботаники, исторической геологии и биостратиграфии. Это определяет значение и актуальность мер по охране тех документов, на которых основываются научные выводы и практические рекомендации этой важной отрасли науки.

Если в охране живой природы и природных ресурсов страны после первых Ленинских декретов (Семенова-Тян-Шанская, 1970) сделано очень много, и свидетельством этому являются многие важные постановления партии и правительства, всесоюзные и республиканские Красные книги и другие издания, широкая сеть государственных заповедников и заказников, то в деле охраны местонахождений ископаемых растений сделано ничтожно мало. Правда, многие из них в последние годы оказались на территории геологических заказников, выделение и охрана которых начаты уже повсеместно. Однако в большинстве случаев в изданиях, посвященных геологическим памятникам, местонахождения ископаемых растений или не упоминаются вовсе или комментируются очень кратко. Иногда, к сожалению, комментарий бывает очень непрофессиональным, как, например, к памятнику природы республиканского значения «Дружковские окаменелые деревья» (Геологические памятники Украины, 1985), что снижает ценность работ подобного рода.[1] Участие профессионалов-палеоботаников в составлении аннотаций к местонахождениям ископаемых растений — необходимое условие обеспечения их высокого научного уровня.

Документы органической эволюции относятся к числу невосстановимых национальных богатств нашей страны, поэтому хотя бы частичное сохранение их для будущих поколений исследователей необходимо. В. И. Талиев (1910 : 2) писал: «остатки докультурной природы, и тем более отголоски отдаленных эпох, имеют не только высокую теоретическую научную ценность, но они должны быть таким же национальным достоянием, как и памятники искусства и культуры. Их мы обязаны охранять не только для себя, но еще больше в интересах будущих поколений». По словам А. П. Семенова-Тян-Шанского (1919 : 200), «природа, как великий живой музей, требует неотложных мер ограждения, так как в случае его разрушения не может быть воссоздан руками человека», — эти слова в еще большей степени можно отнести к невосстановимым документам навсегда ушедшего геологического прошлого нашей планеты.

Если учесть, что растительность земного шара в наше время ежегодно образует более 100 млрд т органического вещества, усваивая из воздуха около 200 млрд т CO_2 и выделяя около 145 млрд т свободного кислорода во внешнюю среду (Ничипорович, 1977), то станет понятным, как велика была роль растений в преобразованиях, происходивших на Земле в течение последних 3000 млн лет с момента появления первых фотосинтезирующих организмов (Кордюм, 1982). Прослеживание этап за этапом истории органического мира Земли на фоне сложных геологических процессов и изменений климата Земли (Будыко, 1980, 1984) показывает теснейшую связь между эволюцией растительного и животного мира, в недрах которого возник человек. Вся история человечества, его настоящее и будущее, непосредственно связано с царством растений. Поэтому изучение истории растительного мира планеты — ключ к познанию его дальнейшей судьбы и разработке мер для его охраны.

Предлагаемый краткий обзор проблем, решение которых зависит от полноты знакомства с ископаемыми растениями — важнейшими документами летописи Земли, свидетелями ее навсегда ушедшего исторического и геологического прошлого, имеет целью привлечь внимание к одному из актуальных вопросов в системе мероприятий по охране растительного мира. Следует отметить, что постановка этого вопроса не является новой, — на протяжении последних 10—15 лет он периодически обсуждался на сессиях проблемных советов, на совещаниях научных обществ. Некоторые палеоботаники внесли немалый вклад в дело охраны отдельных местонахождений ископаемых растений. Большая работа в этом направлении проделана палеоботаниками Армении. Ими наиболее важные местонахождения ископаемых флор включены в подготавливаемую к печати Красную книгу.

В настоящий момент представляется необходимым во имя успеха дела охраны местонахождений ископаемых растений в стране объединить усилия отдельных ученых и коллективов в рамках ботанической организации — под эгидой Всесоюзного ботанического общества. Секцией палеоботаники общества разработан план мероприятий по инвентаризации всех известных местонахождений ископаемых растений в стране и выделению объектов, заслуживающих первоочередной охраны.

---

[1] Формальное название *Araucarioxylon* для ископаемых древесин не является свидетельством родства с араукарией. Оно лишь подчеркивает сходство в строении поровости на радиальных стенках трахеид вторичной ксилемы в древесинах палеозойских (и мезозойских) растений и араукарий, которые к тому же никогда не имеют нежной листвы.

В связи с этим секция палеоботаники обращается к ученым страны с предложением подавать заявки на заповедание ценных в научном и практическом отношениях местонахождений по адресу: **197022 Ленинград, ул. профессора Попова, д. 2, Всесоюзное ботаническое общество, секция палеоботаники.**

Ниже приводится форма заявки, которая является первым шагом к осуществлению мер по охране того или иного палеоботанического объекта.

Заявка
на охрану палеоботанического объекта

(перечень вопросов, которые следует отразить в заявке)

1. Предлагаемое название палеоботанического памятника.
2. Если входит в состав заповедника, заказника или других охраняемых территорий, укажите их название и дайте ссылку на публикацию.
3. Характер объекта (например, окаменелые древесины, отпечатки листьев и пр.).
4. Описание местонахождения (подробно).
5. Предполагаемая категория памятника (всесоюзного, республиканского, местного значения).
6. Географическое и административное положение.
7. Геологический возраст, горизонт.
8. Научное значение и обоснование необходимости охраны.
9. Причина заявки (что угрожает объекту?).
10. Какие меры по охране предлагаете.
11. Ориентировочные размеры охраняемой зоны.
12. Карта-схема участка с указанием местонахождений, нуждающихся в охране.
13. Предполагаемое учреждение (заповедник, совхоз, колхоз, фабрика и пр.), которое может осуществлять охрану памятника.
14. Оттиски публикаций, фотографии или рисунки, относящиеся к предлагаемому памятнику.
15. Примечание.
16. Автор заявки (ф. и. о.), должность, звание, место работы, домашний и служебный адреса и телефоны.

Дата Подпись

ЛИТЕРАТУРА

Будыко М. И. Климат в прошлом и будущем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 451 с. — *Будыко М. И.* Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеоиздат, 1984. 487 с. — *Вахрамеев В. А., Добрускина И. А., Заклинская Е. Д., Мейен С. В.* Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. 427 с. — *Геккер Р. Ф.* Жизнь в девонском море. Палеоэкология девона Ленинградской области. Путеводитель по выставке. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 34 с. — *Геологические* памятники Украины. Справочник-путеводитель. Киев: Наук. думка, 1985. 154 с. — *Геология* месторождений угля и горючих сланцев СССР. Т. 1. М.: Госгеолтехиздат, 1963. 1211 с. — *Добрускина И. А.* Вопросы систематики триасовых плауновидных. — Палеонт. журн., 1985, № 3, с. 90—104. — *Дорф Э.* Применение ископаемых растений для реконструкции палеоклиматов. — В кн.: Проблемы палеоклиматологии. М.: Мир, 1968, с. 16—33. — *Жилин С. Г.* Об объеме понятия «тургайская флора». — В кн.: Ежегодник Всесоюз. палеонт. о-ва. Л.: Наука, 1984а, т. 27, с. 270—283. — *Жилин С. Г.* Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене—раннем миоцене Казахстана. — Комаровские чтения. Л.: Наука, 1984б. 111 с. — *Жилин С. Г.* Эталонные палеофлоры и их роль в расчленении и корреляции континентальных отложений. — В кн.: Становление и эволюция континентальных биот. Тез. докл. 31 сессии Всесоюз. палеон. о-ва. Л.: Наука, 1985, с. 23—24. — *Жилин С. Г., Снигиревская Н. С.* Уникальное местонахождение *Nelumbo* Adans. в аквитанских отложениях Западного Казахстана. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 6, с. 858—863. — *Залесский М. Д.* Изучение анатомии *Dadoxylon tchichatcheffi* Goeppert. — Тр. Геол. ком., 1911. Нов. сер., № 68, с. 1—29. — *Залесский М. Д.* Очерк по вопросу образования угля. Петроград: Изд-во Геол. ком., 1914. 94 с. — *Залесский М. Д.* Естественная история одного угля. — Тр. Геол. ком., 1915. Нов. сер., № 139, с. 1—75. — *Ильинская И. А.* Ископаемые монотопные и политопные флоры и комплексы. — ДАН СССР, 1958, т. 119, № 4, с. 797—799. — *Ищенко Т. А.* Лепидодендропсисовая флора на южной окраине Донецкого бассейна. — Палеонт. журн., 1961, № 3, с. 98—102. — *Ищенко Т. А.* Девонская флора Большого Донбасса. Киев: Наук. думка, 1965. 88 с. — *Ищенко Т. А.* Позднесилурийская флора Подолии. Киев: Наук. думка, 1975. 80 с. — *Каталог* ископаемых растений Кавказа. Ч. 1. Тбилиси: Мецниереба, 1973. 315 с. — *Кизильштейн Л. Я.*, *Шпицглуз А. Л.* Анатомическое строение растительных тканей в антрацитовых углях. — ДАН СССР, 1982, сер. Б, № 4, с. 12—15. — *Кизильштейн Л. Я.*, *Шпицглуз А. Л.* Под микроскопом — клеточные структуры палеозойских растений. — Природа, 1984, № 6, с. 77—85. — *Кордюм В. А.* Эволюция и биосфера. Киев: Наук. думка, 1982. 260 с. — *Котлукова И. В.*, *Будрин В. С.* Геологические памятники природы Ленинградской области. — В кн.: Пути решения вопросов рационального использования и охраны природных ресурсов Ленинграда и Ленинградской области. Л., 1984, с. 130—132. — *Красилов В. А.* Палеоэкология наземных растений. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. 208 с. — *Криштофович А. Н.* О происхождении и составе каменного угля. — Естествознание и география, 1907, № 10, с. 44—49. — *Криштофович А. Н.* *Pleuromeia Sternbergii* Münst. и *Haustannia ussuriensis* n. sp. из мезозойских отложений Южно-Уссурийского края. — Изв. Рос. Акад. наук, 1924. Сер. 6, т. 17, № 1, с. 291—300. — *Криштофович А. Н.* Ботанико-географическая зональность и этапы развития флоры верхнего палеозоя. — Изв. АН СССР, 1937, № 3, с. 384—404. — *Криштофович А. Н.* Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. — В кн.: Вопросы геологии Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1955, т. 2, с. 825—844. — *Криштофович А. Н.* Палеоботаника. 4-е изд. Л.: Госнаучтехиздат, 1957. 650 с. — *Леонов Г. П.* Историческая геология. М.: Изд-во МГУ, 1956. 364 с. — *Лидоренко Н. С.* Об ускорении внедрения результатов фундаментальных исследований. — Вестн. АН СССР, 1976, т. 9, с. 96—103. — *Нейбург М. Ф.*, *Pleuromeia* Corda из нижнетриасовых отложений Русской платформы. — Тр. ГИН АН СССР, 1960, вып. 43, с. 65—90. — *Никифорова О. И.*, *Предтеченский Н. Н.*, *Абушик А. Ф.* Разрез силура и девона Подолии в связи с проблемой границы этих систем в Европе. — В кн.: Докл. сов. геол. (Междунар. геол. конгр. 23 сессия). Пробл. 9. М., 1968, с. 134—142. — *Ничипорович А. А.* Фотосинтез. — Большая советская энциклопедия. 3-е изд., 1977, т. 27, с. 592—595. — *Новик Е. О.*, *Фисуненко О. П.* К вопросу о фитогеографии карбона. Киев: Препринт, 1979. 54 с. — *Основы* палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 698 с. — *Пономаренко А. Г.* Эволюция экосистем, основные события. — В кн.: Палеонтология. 27 Междунар. геол. конгр. М., 1984. Докл., т. 2, с. 71—74. — *Попов М. Г.* Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Избр. тр. Ч. 1. Киев: Наук. думка, 1983. 279 с. — *Радченко Г. П.* К вопросу о первом проявлении ботанико-географической и климатической зональности в Северной Евразии. — В кн.: Вопросы палеобиографии и биостратиграфии. М.: Госгеолтехиздат, 1957, с. 42—63. — *Радченко Г. П.* Критерии и методы палеогеографических реконструкций прежних условий в областях древней суши по палеонтологическим данным. — В кн.: Методы палеогеографических исследований. Л.: Наука, 1964, с. 167—183. — *Семенов-Тян-Шанский А. П.* Свободная природа, как великий живой музей, требует неотложных мер ограждения. — Природа, 1919, № 4—6, с. 199—216. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Охрана природы и Ленинские декреты. — Журн. общей биол., 1970, т. 31, с. 131—139. — *Сенкевич М. А.* Находка примитивного плауновидного в силуре Казахстана. — ДАН СССР, 1959, т. 129, № 1, с. 187—190. — *Сенкевич М. А.* Новые находки флоры верхнего ордовика Казахстана. — Изв. АН КазССР. Сер. геол., 1963, № 5, с. 67—81. — *Силурийская* система. — В кн.: Стратиграфия СССР, 1965. М.: Недра, 1965. 529 с. — *Снигиревская Н. С.* Находка нового рода изоетовых в раннетриасовых отложениях Тунгусского бассейна. — Бот. журн., 1980а, т. 65, № 1, с. 95—96. — *Снигиревская Н. С.* *Takhtajanodoxa* Snig. — новое звено в эволюции плауновидных. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980б, с. 45—53. — *Снигиревская Н. С.* Первая находка корневых систем археоптерисовых в органической связи со стволами в верхнем девоне южного Донбасса. — В кн.: Тез. докл. VII делег. съезда ВБО. Донецк, 1983. Л.: Наука, 1983, с. 61—62. — *Снигиревская Н. С.* Корневые системы археоптерисовых в верхнем девоне Донбасса. — В кн.: Ежегодник Всесоюзн. палеонт. о-ва, 1984а, т. 27, с. 28—38. — *Снигиревская Н. С.* К методике коллекционирования ископаемых древесин в связи с проблемой реконструкции археоптерисовых. — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 6, с. 707—710. — *Снигиревская Н. С.* Поздний девон — время возникновения лесов как природного явления. — В кн.: Становление и эволюция континентальных биот. Тез. докл. 31-й сессии Всесоюз. палеонт. о-ва. Л.: 1985, с. 72—73. — *Снигиревская Н. С.* История и значение палеоботанического исследования окаменелых торфов в угольных пластах среднего карбона Донецкого бассейна. — В кн.: Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986, с. 15—20. — *Снигиревская Н. С.* Поздний девон — время возникновения лесов как природного явления. — В кн.: Становление и эволюция континент. биот. Л.: Наука, 1987, т. 29. — *Снигиревская Н. С.*, *Сребродольская И. Н.* Первая находка окаменелых стеблей *Pleuromeia* (*Lycopodiophyta*) с сохранившимся анатомическим строением. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 4, с. 411—415. — *Стратиграфия* УССР. Т. 4, ч. 1. Силур. Киев: Наук. думка, 1974. 100 с. — *Талиев В. И.* Сохранение памятников природы (отголоски 12-го съезда естествоиспытателей и врачей). — Естествознание и география, 1910, № 5, с. 1—7. — *Тахтаджян А. Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 214 с. — *Тахтаджян А. Л.* Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с. — *Тахтаджян А. Л.* Основные фитохории позднего мела и палеоцена на территории СССР и сопредельных стран. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 9, с. 1217—1230. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение голосеменных. — В кн.: Жизнь растений. Т. 4. М.: Просвещение, 1978, с. 261—262. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение цветковых растений. — В кн.: Жизнь растений. Т. 5 (1). М.: Просвещение, 1980. с. 105. — *Тесленко Ю. В.* Основы стратиграфии осадочных образований. Киев: Наук. думка, 1976. 137 с. — *Тесленко Ю. В.*, *Баженова Л. Д.* К истории лесов Восточного Крыма в четвертичный период. — В кн.: Четвертичный период. Киев: Наук. думка, 1976, вып. 16, с. 103—106. — *Ушаков С. А.*, *Ясаманов Н. А.*

Глобальные реконструкции климата и течений мирового океана в фанерозое. — В кн.: Палеоокеанология. Докл. 27-го Междунар. геол. конгр. М., 1984, т. 3, с. 46—61. — *Феофилова А. П.* Ископаемые почвы карбона и перми Донбасса. М.: Наука, 1975. 103 с. — *Фисуненко О. П.* Методика и геологическое значение эколого-тафономических исследований (на примере среднего карбона Донбасса): Автореф. дис. . . . д-ра геол.-минер. наук. Киев. 1973. 43 с. — *Фисуненко О. П.*, *Щеголев А. К.* Путеводитель палеоботанической экскурсии по Донецкому бассейну. — XII Междунар. ботан. конгр. Л., 1975, с. 1—24. — *Халфин Л. Л.* Теоретические вопросы стратиграфии. Новосибирск: Наука, 1980. 150 с. — *Шилкина И. А.* Ископаемые древесины Годердзского перевала. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 8, Палеоботаника, 1958, вып. 3, с. 127—177. — *Шмальгаузен И. Ф.* О девонских растениях Донецкого каменноугольного бассейна. — Тр. Геол. ком., 1894, т. 8, № 3, с. 1—36. — *Banks H. P.* The early history of land plants. — In: Evolution and environment / E. T. Drake. New Haven, 1968, p. 73—106. — *Banks H. P.* Major evolutionary events and geological record of plants. — Biol. Rev., 1970, vol. 47, p. 451—454. — *Banks H. P.* The stratigraphic occurrence of early land plants. — Palaeontology, 1972, vol. 15, pt 2, p. 365—377. — *Beck C. B.* The identity of *Archaeopteris* and *Callixylon*. — Brittonia, 1960a, vol. 12, p. 351—368. — *Beck C. B.* Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon*. — Science, 1960b, vol. 131, N 3412, p. 1524—1525. — *Beck C. B.* Reconstruction of *Archaeopteris* and further considerations of its phylogenetic position. — Amer. J. Bot., 1962, vol. 49, N 4, p. 373—382. — *Beck C. B.* Current status of the *Progymnospermopsida*. — Rev. Palaeobot. Palynol., 1976, vol. 21, p. 5—23. — *Beck C. B.* *Archaeopteris* and its role in vascular plant evolution. — In: Paleobotany, paleoecology, and evolution / K. T. Niklas. New York: Praeger Publ., 1981, vol. 1, p. 193—230. — *Bonamo P. M.* The *Progymnospermopsida*: building a concept. — Taxon, 1975, vol. 24, N 5—6, p. 569—579. — *Chaloner W. G.*, *Creber G. T.* Growth rings in fossil woods as evidence of past climate. — In: Implications of continental drift to the Earth Sciences / D. H. Tarling, S. K. Runcorn. London, 1973, p. 425—437. — *Creber G. T.*, *Chaloner W. G.* Climatic indications from growth rings in fossil woods. — In: Fossils and climate / P. Branchley. 1984, p. 49—74. — *Dorf* A. Upper Cretaceous floras of the Rocky Mountain Region. Washington: Carnegie Inst., 1942. 168 p. — *Edwards D.*, *Davies E. C. W.* Oldest recorded in situ tracheids. — Nature, 1976, vol. 263, p. 494—495. — *Edwards D.*, *Feehan J.* Records of *Cooksonia*-type sporangia from Late Wenlock strata in Ireland. — Nature, 1980, vol. 287, p. 41—42. — *Garratt M. J.* The earliest vascular land plants: comment on the age of the oldest Baragwanathia flora. — Lethaia, 1981, vol. 14, p. 8. — *Hoeg O. A.* The Downtonian and Devonian flora of Spitzbergen. — Svalbard Ishavsunders Scr., 1942, N 83, p. 7—228. — *Jongmans W.* The Carboniferous flora of Peru. — Bul. Brit. Geol. Ld., 1954, vol. 2, N 5, p. 191—223. — *Lemoigne I.*, *Iurina A.*, *Snigirevskaya N.* Revision du genre *Callixylon* Zalessky 1911 (*Archaeopteris*) du Devonian. — Palaeontographica, 1983, Abt. B, Bd 186, Lfg 4—6, S. 81—120. — *Meyen S. V.* Basic features of Gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil records. — Bot. Rev., 1984, vol. 50, N 1, p. 1—111. — *Obrhel I.* Die Flora der Pridolischichten (Budnany-Stufe) des mittelböhmischen Silurs. — Geologie, 1962, Hf 11, S. 83—97. — *Scott A. C.* The ecology of some Upper Palaeozoic floras. — In: The terrestrial environment and the origin of land vertebrates / A. L. Panchen. London; New York: Acad. Press, 1980, p. 87—115. — *Stewart W. N.* Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1983. 545 p. — *Tenčov Y. G.* Palaeophytogeography and origin of floristic provinces in Europe during the Upper Namurian and the Westphalian. — Geol. Balcanica, 1975, vol. 5, N 1, p. 64—72. — *Zalesskij M. D.* Végétaux nouveaux du Devonien supérieur du bassin du Donetz. — Bul. Acad. Sci. UrSSR. 7 ser., 1931, N 4, p. 557—588. — *Zimmermann W.* Main results of the «telome theory». — Palaeobotanist, 1952, vol. 1, p. 456—470. — *Zimmermann W.* Die Phylogenie der Pflanzen. 2 Aufl. Stuttgart: Fischer, 1959. 777 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IX 1986.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58 (038)

Словарь ботанических терминов / Под общ. ред. И. А. Дудки. — Киев: Наук. думка, 1984. 306 с. Т. 10 000 экз. Ц. 2 р. 80 к.

S. S. KHARKEVICH, A. G. KRYLOV, Z. M. AZBUKINA. (*A REVIEW*). DICTIONARY OF BOTANICAL TERMS. 1984

«Словарь ботанических терминов», подготовленный И. А. Дудкой, С. П. Вассером, И. Н. Голубинским, Ю. Р. Шеляг-Сосонко, О. Б. Блюмом, Л. И. Мусатенко, А. В. Брайон и А. В. Лагутиной под общей редакцией И. А. Дудки, охватывает флористику, морфологию, анатомию, геоботанику, экологию, биогеоценологию, физиологию, эмбриологию, цитологию, охрану растительного мира, включает некоторые общебиологические термины, а также такие смежные науки, как лесоводство и растениеводство. Это первое издание подобного типа в нашей стране.

Потребность в таком словаре сейчас особенно велика в связи с интенсификацией научных исследований, огромным ростом информации, комплексностью исследований и взаимопроникновением наук, со все возрастающей биологизацией и экологизацией просвещения и образования, а также в связи с практической деятельностью человека. «Словарь» представляет собой пособие энциклопедического типа для учащихся, учителей, научных и практических работников.

Перед авторами стояла нелегкая задача составления словника, разработки и осуществления соразмерного описания слов-позиций, обеспечения рациональных отсылок, соблюдения языковых норм. Необходимо было выдержать методологический и научно-методический подход в соответствии с современным состоянием ботанической науки. Авторский коллектив с этими задачами в основном справился.

Алфавитному описанию терминов, занимающему 280 страниц и включающему около 10 тыс. позиций, предпослано обращение «От авторов» с алфавитным перечнем принятых сокращений.

Остановимся на общенаучном, методологическом аспекте (I), структуре (II), составе словника (III), характере формулировок (IV), редакционных замечаниях (V), подборе примеров (VI) и опечатках (VII) основной части «Словаря» (с. 3—283).

I. Вряд ли следовало включать слово «акклиматизация» без критических замечаний, так как этот термин не оправдал себя. Неслучайно Н. И. Вавилов в своих трудах ни разу не употребил его. Он пользовался только терминами «интродукция» и «селекция». Что касается характера изменчивости — этого краеугольного камня эволюции и селекции, то вряд ли можно согласиться с авторами, что убиквисты якобы обладают крайне широкой способностью приспособления к самым различным экологическим условиям. В качестве примера указана пастушья сумка, отличающаяся, как известно, широкой экологической амплитудой, а не способностью к приспособлению. Микроэволюцию авторы трактуют как эволюционный процесс, происходящий внутри популяций и ведущий к дифференциации видов. По их мнению, за пределами вида эволюция как таковая прекращается. Но тем не менее развитие идет и путем макроэволюции, но это понятие в «Словаре» не раскрыто.

Географическая раса определяется как «проявление биологической дифференциации у цветковых растений» (с. 53). Неизвестно, почему раса свойственна только цветковым растениям? Нельзя согласиться и с тем, что она является начальной стадией эволюционного процесса. Авторы явно недооценивают роль популяции. В определении популяции, не являющейся, как известно, географической расой, также отмечено, что она является «элементарной эволюционной единицей». Определенным анахронизмом выглядит слово «стадия» с объяснением, не содержащим критической оценки.

К сожалению, не нашли освещения такие важнейшие биологические и ботанические обобщения большого методологического значения, как закон гомологических рядов в наследственной изменчивости и мировые центры происхождения культурных растений, установленные Н. И. Вавиловым.

II. Что касается структуры, то наиболее полно даны термины, включая и их этимологическую характеристику, касающиеся низших растений и мохообразных. Хорошо представлены терминология, охватывающая современные классификационные схемы, биогеографические понятия, а также информация о метаболитах и токсинах, особенно из области микологии. Подробно освещаются также таксоны в ранге отделов и классов, с указанием сведений по их систематике, биологии, географии и хозяйственному значению.

Микологическая часть изобилует редко употребляемыми терминами и понятиями. Так, описана паравельангиокарпия как тип развития карпофоров, при котором покрывало у высших базидиомицетов образуется только липсаненхимой. К сожалению, характеристика последней отсутствует.

Экологическая, геоботаническая и биогеоценологическая терминология занимает около 10 % всех позиций. В геоботанической части «Словарь» по количеству объясненных названий, понятий и терминов сопоставим с «Геоботаническим словарем» О. С. Гребенщикова (1965) и «Толковым словарем современной фитоценологии» Б. И. Миркина и Г. С. Розенберга (1983).

III. Словник в целом составлен удачно. Предпочтение отдано установившимся терминам, полно отражена география флоры и растительности, большое внимание уделено взаимоотношениям организмов, их экологическим особенностям. Участию и роли растительных сообществ в биогеоценозах и геосистемах также отведено достаточное место. Термины, связанные с динамическими и продукционными процессами, объясняются с позиций современной науки. «Словарь» полезен тем, что дает объяснение терминов из многих разделов ботаники, биологии, экологии. Краткость объяснений позволила составителям привести более широкий круг терминов, дать много синонимов. Правда, указания на сходный смысл терминов встречаются не везде.

В «Словаре» явно «не повезло» ресурсоведению, что в первую очередь объясняется, по-видимому, отсутствием в составе авторского коллектива специалиста соответствующего профиля. Так, не нашли освещения такие понятия, как ботаническое ресурсоведение, ресурсоведение, полезные растения, растительное сырье, сырьевые растения, сырье, запас и т. д. Приведен термин «растительные ресурсы», но для него дано самое общее определение. Что касается классификации полезных растений, то не указана ни одна из систем. Освещены витаминоносные, волокнистые, гуттаперченосные, дубильные, красильные, лекарственные и эфиромасличные растения. Но в то же время нет характеристики таких важных групп растений, как алкалоидоносные, древесинные, танидоносные, жиромасличные, каучуконосные (есть каучуконосы — с. 103), кормовые и пищевые.

Приведенные группы полезных растений описаны во многих случаях упрощенно, а иногда и неправильно. Так, витаминоносные растения описаны как «содержащие в своих органах значительное количество витаминов» (с. 40). Гуттаперченосные растения охарактеризованы как «способные в процессе жизнедеятельности накапливать гутту» (с. 68). Определения гутты и гуттаперчи даны неудачно. Дубильные растения определяются как содержащие большое количество дубильных веществ в коре, стебле, листьях и плодах. Но, во-первых, стебель имеет и кору, поэтому лучше было бы говорить о древесине (в качестве примера можно привести дуб). Во-вторых, дубильные вещества содержатся и в корнях (таран). Вместо жиромасличных растений приведены масличные растения, определяемые как содержащие жирное масло, однако не раскрыты понятия «масла̀» и «жирные масла̀». О последних лишь упоминается в статье «Смолы» (с. 222).

Рутин показан как витамин Р (с. 211), а не как химическое вещество. Известно, что свойствами витамина Р обладает не только один рутин. К смолоносным отнесены растения, образующие смолы или бальзамы (с. 222), а сами бальзамы (с. 28) характеризуются как смесь смол и эфирных масел. Неудачно объяснены и эфирные масла как содержащие «разнообразные терпены, жиры, альдегиды, фенолы и др.», отличающиеся от жирных «летучестью (не оставляют пятен) и сильным запахом» (с. 282). На самом деле они различаются в первую очередь своим строением.

Характеризуя группы полезных растений и содержащиеся в них химические вещества, естественным казалось бы в первую очередь осветить касающуюся их терминологию. Даны такие термины: «биологическая продуктивность» (с. 31), «запас биологической продукции» (с. 86) как общая сумма органического вещества, «продуктивность» (с. 193) как общебиологическое понятие, но ресурсоведческая сторона их не оговорена. Полезная продукция (с. 183) объясняется как часть хозяйственной продукции, предназначенной для использования, но сама хозяйственная продукция не нашла отражения в «Словаре». Описана хозяйственная производительность (с. 260), определяемая как фактически получаемая органическая масса (урожай) с единицы площади фитоценоза, выраженная в единицах массы. Если все это предназначено для хозяйственного использования, то в чем тогда заключается отличие хозяйственной производительности от полезной продукции, а также последней — от производительности?

В «Словаре» не отражены современные тенденции выделения таких направлений в ботанической науке, как промышленная ботаника, медицинская ботаника, космическая ботаника.

Включены в «Словарь» устаревшие, почти не употребляемые названия типов андроцея: дву-, трех- и четырехсильные. Для первого и последнего типов даны примеры соответственно *Lamiaceae* и *Scrophulariaceae*, *Brassicaceae*. Для трехсильного андроцея пример не указан. Следует отметить, что эти типы андроцея выделены не по числу тычинок разной длины, а по ступеням их длины.

Неуместным представляется и понятие «высшие споровые растения» (с. 48), хотя бы уже потому, что в «Словаре» нет низших споровых растений. К тому же и охарактеризованы они неудачно как архегониальные растения, размножающиеся спорами. Так и не указано, какие же группы растений отнесены к высшим споровым. Отмечено только, что обычно в эту группу не входят голосеменные (Pinophyta).

Вряд ли целесообразно включать растениеводческое понятие «бахчевые культуры», определяемые как «растения, выращиваемые на бахчах (арбузы, дыни, тыквы)» (с. 28).

Авторы привели устаревшие термины: двойные и простые интегументы, вместо принятых в настоящее время терминов «битегмальные» и «унитегмальные» семязачатки («Жизнь растений», т. 5 (1), 1980: 51). Толкование их дано неправильно: интегументы с двумя и соответственно с одним покровом. На самом деле речь идет о двух или одном интегументах, свойственных семязачаткам.

В «Словарь» не включены такие термины и понятия, как диагнема, кладистика, комбинация, макромицеты, макроэволюция, номенклатурная цитата, протолог, ряд, сосудистые растения, типификация, хемосистематика, эпоним и др.

Возникает вопрос о разделении царства растений на таксоны. В соответствующих статьях указано: водоросли охватывают 12 отделов и исчисляются 30 тыс. видов, грибы — 2 отдела и 100 тыс. видов. Что касается лишайников, то они также характеризуются как отдел, но не указывается общее число их видов. Отделы плауно- и хвощеобразных вообще пропущены. Папоротникообразные (Pteridophyta) описаны как отдел высших споровых растений, древесных и травянистых, произрастающих по всему земному шару. Во-первых, нецелесообразно делить споровые растения на низшие и высшие, поскольку эти термины уже заняты. Во-вторых, среди папоротникообразных преобладают травянистые формы. Для отдела папоротникообразных не указано и общее число видов.

В характеристике высших растений сказано что «у споровых растений половые органы — антеридии и архегонии (мхи) или спорангии (Pteridophyta), у семенных — спорангии (Pinophyta) или цветки (Magnoliophyta)» (с. 48). Если верить авторам, то антеридиев и архегониев нет у Pteridophyta и части Pinophyta, а у остальных Pinophyta нет пыльцы и зародышевых мешков. Никак нельзя называть спорангии и цветок половыми органами.

Для покрытосеменных растений указывается более 200 тыс. видов. Но сумма слагающих их классов двудольных (свыше 200 тыс. видов) и однодольных (60 тыс.) составляет значительно большее число видов. При описании серии дано ее фитоценотическое понимание (смена ряда сообществ), но не указано таксономическое значение (ряд, в трактовке В. Л. Комарова), хотя в позиции «секция» серия упомянута. При пояснении бинарной номенклатуры указано, что второе название всегда имя прилагательное. Но это далеко не так, хотя бы в случае эпитетов, происходящих от имен и фамилий. Понимание комбинации дано в фитоценологии, но не указано номенклатурное значение. Не всегда соблюдается единообразие в написании фамилий авторов таксонов.

IV. Встречаются нечеткие формулировки. Так, автомеханохория трактуется как распространение семян путем быстрого вскрывания плодов. Следовало бы сказать, что распространение семян путем разбрасывания происходит в результате быстрого вскрывания плодов. Вряд ли можно считать удачным определение адинамандрии как неспособность мужских половых частей цветка выполнять свои функции при оплодотворении (равно, как и определение адинамогинии). Аккумуляция толкуется узко, только как накопление признаков. Аббревиация понимается как утрата растительным организмом признаков, свойственных его предкам. Амблиофильный побег определяется как туголистный побег, но смысл этого понятия не раскрыт. Ампельные растения отличаются в первую очередь характером роста, жизненной формой, а не тем, что их высаживают в подвесные вазы (ампли). Вместо слов «кислоустойчивые бактерии», употребленных в позиции «Бинан», лучше было бы воспользоваться названием «ацидофильные», включенным и в «Словарь». При характеристике веткопада следовало бы, по-видимому, отметить это явление как нормальное у таксодиума и метасеквойи. Желудь (с. 83) характеризуется как сборный плод, образованный «из трех плодолистиков цветка». В действительности он возникает из трехгнездной завязи и не является сборным. Карпография описана как раздел ботаники, «занимающийся изучением плодов» (с. 102). На самом деле такой раздел называется карпологией. Кожистая луковица определяется как луковица с плотными жесткими чешуями, а в качестве примера приводится вид *Colchicum autumnale*, однако известно, что у этого рода образуется клубнелуковица. Под мирмекофилией понимается «использование муравьями особенностей строения или выделений нектарных растений». На самом деле, это — явление симбиотических связей растений с муравьями. Если верить авторам «Словаря», то ботрическое и рацемозное соцветия являются синонимами (см. рацемозное соцветие, с. 205), тем не менее в характеристике корзинки они даны как самостоятельные.

Нельзя считать удачными сочетания: ксерофитные (стипаксерофиты, с. 230), мезофитные, психромезофитные (стланики, с. 231) растения. Следует употреблять термины — ксерофиты, или ксерофильные растения. Из характеристики стробила можно сделать вывод, что он свойствен всем семенным растениям.

Определение эксикат как гербарного материала для международного обмена дано неточно. Для таксономических исследований используется любой гербарий, не только эксикаты.

Никак нельзя согласиться с авторами, называющими шишкой женское соцветие у видов таких родов цветковых растений, как *Alnus* и *Humulus*. Шишки свойственны только хвойным. Здесь авторы явно идут на поводу у этноботаников, неправомерно иногда использующих этот термин (позиция «шишка»).

Некорректно говорить о семенах высших растений уже потому, что у низших их нет. Кроме того, среди высших растений нет семян у мохо- и папоротникообразных (слово «амилоид», с. 13). Вегетативная гибридизация определена как «изменение наследственной природы и получение новых форм путем скрещивания растений разных сортов и видов» (с. 37), само же скрещивание (с. 221) освещается как «соединение двух наследственно различающихся гамет при оплодотворении». В чем тогда суть вегетативной гибридизации? Двукрылатка описана как сухой невскрывающийся синкарпный плод клена, состоящий из двух одногнездных и односемянных плодолистиков с крылатыми выростами. Следовало бы рассматривать этот плод как образованный двумя плодолистиками и состоящий из двух односемянных камер и крыловидных выростов.

V. Встречаются неудачные выражения. Так, индикаторные свойства фитоценозов охарактеризованы как «свойства сообществ указывать на количество почв» (с. 95). Речь должна идти, по-видимому, о качестве почв. Не следует семейство злаков называть злаковым (позиция «колеориза»). Камеры завязи определяются как отдельные гнезда, «сообщающиеся между собой» (с. 101). Но камеры могут быть и не сообщающимися. Порядок трактуется как таксономическая единица флористической классификации, объединяющая альянсы. Следовало бы отметить, что речь идет о классификации растительности, т. е. о порядке как синтаксономической единице. Весьма досадно, что при характеристике копрофильных растений птицы не отнесены к животным. В таком случае, к какому же царству их следует причислять? К рудеральным растениям без основания отнесена *Atropa*. Нечетко описана соломина (с. 223) как сплошной стебель с полыми междоузлиями. Как совместить взаимоисключающие признаки полого и сплошного стеблей?

Нельзя согласиться с тем, что субальпийские луга образованы «видами, присущими как горно-лесному, так и альпийскому поясам растительности» (с. 231). Субальпийские луга содержат также лишь им свойственные виды. Вторичная сукцессия фигурирует в «Словаре» в единственном и множественном числах и оба раза с объяснениями. Неудовлетворительны своей неопределенностью толкования ведущих сообществ, временного аспекта, биоценотического процесса и ряда других.

Шишкоягода не описана, дана отсылка к ариллусу, рассматриваемому как «крупные мешковидные или лопастные выросты, развивающиеся вокруг семени, не срастаясь с ним» (с. 21). В качестве примера приведен род *Euonymus*. Такое объяснение не раскрывает природы шишкоягоды, образующейся в результате мясистого разрастания семенных чешуй и свойственной видам рода *Juniperus*, относящегося к отделу Голосеменных (*Pinophyta*). Морфологическая природа шишкоягоды и ариллуса различна, хотя биологически они выполняют одну и ту же роль — содействия распространению семян. Угловая плацентация довольно невразумительно описана как образование плаценты на краях сросшихся в конце завязи карпелл (с. 245).

При описании туриона приведен пример побегов, образующихся на корневищах видов рода *Rosa*, но не указан классический пример — укороченный побег водных растений (*Utricularia*, *Myriophyllum* и др.), являющийся органом вегетативного размножения и обеспечивающий зимовку растений.

VI. Не всегда удачны примеры для иллюстрации терминов и понятий. Как пример кустарника приведен род *Rubus*, виды которого являются, как известно, полукустарниками. В качестве примера початка указан вид *Caltha palustris* L., что является, по-видимому, опиской вместо *Calla palustris* L. Лучше было бы в качестве примера початка привести женское соцветие кукурузы. Примером простого гинецея лучше было бы указать на произрастающий в СССР на Кавказе вид *Laurocerasus officinalis* M. Roem. вместо экзотического вида *L. caroliniana* M. Roem. Но еще проще и доходчивее всего было бы сослаться на широко известные вишню, сливу, абрикос, персик или миндаль. Как пример беспокровных цветков наряду с родами *Salix* и *Carex* указан род *Pinus*, относящийся к голосеменным, не имеющим не только цветков, но и тычинок и пестиков. Не меньшее удивление вызывают приведенные примеры видов *Notobuxus acuminata* для объяснения понятия раздвинутых тычинок, а также *Goethea divaricata* Mart. — для объяснения понятия раздельнолистной чашечки. Отметим, что первый вид свойствен тропикам Южной Африки и Мадагаскару, а второй — Бразилии. Неясно, зачем авторы для демонстрации двусильных тычинок использовали в качестве примера род *Schizanthus*, распространенный в Чили. Такие тычинки имеются у представителей яснотковых (губоцветных) нашей флоры (неравные тычинки, с. 148). Для иллюстрации многослойного тапетума указан тропический род *Costus*. Как пример растения с кувшинчатым венчиком приведен вид *Petrea volubilis* L., относящийся к роду, ограниченному в своем распространении тропической Америкой. Как пример растения с простым околоцветником следовало бы привести лилию, тюльпан, гиацинт, а не березу, цветки которой не ботанику и представить себе трудно.

VII. В «Словаре» встречаются неисправленные опечатки: геометрический — вместо герметический (позиция «автоклав», с. 6), ось — вместо ость (ариста); *Fagus silvatica* — вместо *Fagus sylvatica* (вторичная микориза); гигатоды — вместо гидатоды, энтелегия — вместо энтелехия (в слове «неовитализм») и др. Обитание организмов близких систематических групп в различных биотопах в пределах совпадающих ареалов следует называть аллобиотопией, а не аллобиотонией.

Несколько замечаний в отношении вспомогательных разделов. В конце «Словаря» приведен небольшой список литературы (с. 284). В нем указан лишь том 2 «Жизни растений» (1976), посвященный грибам. Вполне возможно было бы использовать и все издание, так как последний его том вышел в 1982 г.

Название раздела «Этимологическая характеристика терминов» (с. 285—279) не вполне удачно. Лучше было бы назвать его «Наиболее употребляемые в ботанике иностранные слова». Словник этого раздела производит в значительной степени впечатление случайного набора. Имеется ряд неточностей в отношении отнесения к языку, перевода или орфографии. Недостатки этого раздела объясняются, по-видимому, тем, что ни в составе авторского коллектива, ни в числе рецензентов не оказалось лингвиста. В связи с этим вряд ли можно согласиться с авторами, считающими, что «Словарь» является изданием филологического типа (с. 3). Единственным, кажется, проявлением филологического подхода представляются проставленные ударения, что очень важно в связи с обилием иностранных заимствований, многонациональным составом ботанических кадров в стране, а также выходом русского языка на международную арену.

Название «Словарь» не полностью отвечает его содержанию, так как в нем даны не только термины, но и понятия, и наименования. Скорее он является толковым словарем и поэтому его лучше было бы назвать — «Ботанический словарь».

Что касается архитектоники, построения «Словаря», то оно традиционно, хотя вряд ли можно оправдать вынесение этимологической характеристики терминов в виде отдельного раздела в конец книги. Лучше было разъяснять ее при первом упоминании, в описании термина, по типу «Большой советской энциклопедии» (3-е изд.).

В заключение отметим, что освещение отдельных разделов ботаники, понимаемой авторами очень широко, неравномерно. Складывается впечатление, что наиболее представлена микология. Беднее всего представлено ботаническое ресурсоведение, о чем уже шла речь. Больше всего погрешностей приходится на морфологию.

Отмеченные недостатки, упущения, неточности и ошибки не умаляют ценности «Словаря», включающего большой терминологический и понятийный аппарат, в значительной степени и номенклатуру такой агрегации наук, каковой является современная ботаника.

При анализе книги мы преследовали цель с одобрением откликнуться на выход книги и обратить внимание авторов, ответственного редактора и издательства на устранение многих погрешностей при подготовке нового издания, потребность в котором безусловно вскоре возникнет. Хотелось бы также пожелать издательству выпускать подобные справочные издания длительного и интенсивного пользования на бумаге лучшего качества.

ЛИТЕРАТУРА

Гребенщиков О. С. Геоботанический словарь. М.: Наука, 1965. 226 с. — *Жизнь* растений. Т. 2. М.: Просвещение, 1976. 479 с. — *Жизнь* растений. Т. 5 (1). М.: Просвещение, 1980.

430 с. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с.

С. С. Харкевич, А. Г. Крылов, З. М. Азбукина.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 20 V 1985.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (235.216)

Бот. журн., т. 72, № 5

М. С. Байтенов. Высокогорная флора Северного Тянь-Шаня. — Алма-Ата: Наука, 1985. 232 с. Т. 400 экз. Ц. 1 р. 90 к.

N. I. RUBTSOV. *M. S. BAITENOV.* HIGH MOUNTAIN FLORA OF THE NORTHERN TIEN SHAN. 1985

Судя по содержанию и объему рецензируемой работы, автор ее поставил перед собой задачу дать монографическую сводку по высокогорной флоре Северного Тянь-Шаня. Каких-либо существенно новых фактов или новых теоретических положений в ней немного. Основанием для такой оценки книги М. С. Байтенова послужили те замечания, которые можно сделать при тщательном просмотре ее текста.

В пределы Северного Тянь-Шаня автор рецензируемой книги включает: «Киргизский Алатау, Чу-Илийские горы, Заилийский Алатау, Кунгей-Алатау, хребет Кетмень и Джунганский Алатау» (с. 8). По особенностям флоры и растительности вся эта система крупных горных сооружений была выделена и охарактеризована в ряде статей как особая Северотянь-шаньская ботанико-географическая провинция (Рубцов, 1950, 1953, 1955, 1956). Однако ни во «Введении», ни в разделе «Физико-географическая характеристика Северного Тянь-Шаня» об этом никакого упоминания нет. «Введение» (с. 3—7) содержит весьма краткую, далеко не исчерпывающую справку по истории изучения растительного мира этого горного региона. Столь же краток раздел, посвященный его физико-географической характеристике (с. 8—15). Все приводимые в этих разделах сведения, разумеется, заимствованы из каких-то литературных источников, но необходимых ссылок на них нет, за исключением единственной — на публикацию А. Е. Шлыгина (1971). Касаясь «неотектоники« Тянь-Шаня, Байтенов не упоминает некоторые очень важные работы в этой области, например статьи Е. В. Максимова (1969, 1972) о новейших вертикальных движениях Памиро-Алая и Тянь-Шаня в голоцене, очень интересную работу О. К. Чедия (1972), в которой дана характеристика Средней Азии в новейшую эпоху горообразования. В характеристике климата отсутствуют сведения о температурных максимумах и минимумах, о своеобразном световом режиме высокогорий, а ведь это весьма важные экологические факторы. Теперь в горах Северного Тянь-Шаня имеется целый ряд метеорологических станций. Автору, конечно, следовало бы использовать их данные.

Главную основу монографической сводки Байтенова составляет «Конспект флоры» (с. 19—153) высокогорий Северного Тянь-Шаня. Здесь даны перечень и характеристики видов, произрастающих в субальпийском, альпийском и нивальном поясах. Список видов в «Конспекте» не пронумерован. По нашим подсчетам, в нем приведено 833 вида, хотя в следующем разделе, посвященном анализу высокогорной флоры (с. 154), указываются 839 видов. Такое же число видов приводится и во «Введении» (с. 3). Семейств в «Конспекте» — 64, родов — 244. После латинского названия вида указываются его автор и первоисточник описания. Затем следуют общая географическая (ареалогическая) квалификация вида, характеристика его местообитаний, жизненная форма, время цветения и плодоношения. Ареалогическая квалификация приводится по типам ареалов. Всего в «Конспекте» фигурирует более 30 ареальных типов. Среди них такие, как циркумполярно-горно-центрально-азиатский, Урало-горносреднеазиатский, Северо-центрально-тянь-шаньский, Памиро-алае-северо-центрально-тянь-шаньский. Не всегда вполне ясно, что имеется в виду под такими общими сложными названиями.

Внимательный просмотр всего «Конспекта» показывает, что сообщаемые в нем сведения (номенклатурные, географические, эколого-биологические) заимствованы из различных литературных источников и главным образом из «Флоры Казахстана», где по каждому виду приводятся аналогичные данные. Новым, видимо, является только то, что автор нередко дает определение геологического возраста того или иного вида. Однако такие определения не аргументируются. Так, например, на с. 172 относительно *Smelowskia tianschanica* E. Veliczk. сказано, что это «молодой постплиоценовый вид, в формировании связан с неогеновым горно-среднеазиатско-алтае-саянским *S. calycina* (Steph.) C. A. Mey.», на с. 173 о *Astragalus merkensis* R. Kam. et Kovalevsk. говорится: «очень близок к *A. tianschanicus* Bunge. Возможно, что оба вида представляют популяцию единого вида, в плейстоцене консолидировались в самостоятельные виды». *Oxytropis bosculensis* Golosk. определяется как молодой «постплиоценовый вид». Неизвестно, как устанавливались все эти возрастные определения.

Цитирование первоисточников описаний и новых номенклатурных комбинаций не всегда отличается необходимой аккуратностью. Во многих случаях номенклатурные сведения, даваемые в «Конспекте», отличаются от тех, которые содержатся в «Своде дополнений и изменений к „Флоре СССР“» (Черепанов, 1973). Пояснений к такому расхождению нет. Нигде не сказано, какие именно виды впервые указываются для флоры высокогорий Тянь-Шаня, на основе собственных гербарных сборов автора или литературных источников, что свидетельствовало бы о степени нового вклада автора книги в видовой состав описываемой флоры.

За «Конспектом» следует раздел под названием «Анализ флоры» (с. 154—167). Здесь даются статистические сведения о таксономическом составе флоры «верхнего пояса Северного Тянь-Шаня». Они приведены в табл. 1, где указано число семейств, родов и видов этой флоры. В этих данных допущены грубые погрешности: двудольных — 25 семейств, 116 родов, 371 вид, а для раздельнолепестных приведены опять такие же цифры! Сростнолепестных — 18 семейств, 73 рода и 266 видов. Если сложить виды раздельно- и сростнолепестных, их будет 637. На остальные таксономические группы приходится 21 вид, а всего, согласно табл. 1, во флоре высокогорья 839 видов, вопреки «Конспекту», где их не 839, а 833.

В табл. 2 (с. 157) указаны сравнительные данные по численности основных семейств высокогорий Северного Тянь-Шаня, Памира и Западного Саяна. Неясно, почему в сравнение не включены Западный Тянь-Шань, Центральный Тянь-Шань, Алтай? Ведь по ним имеются необходимые флористические сведения. Далее приводится распределение видов флоры высокогорий по типам ареалов. Эндемичных ареалов указано 9, в них отмечены 52 эндемичных вида. Однако в разделе, специально посвященном эндемизму высокогорной флоры (с. 169), их оказывается 66, а именно: в Киргизском Алатау — 8, Заилийском Алатау — 22, Кунгей-Алатау — 9, Кетменском хребте — 4, Джунгарском Алатау — 23. Таким образом, вновь мы встречаемся с разноречивостью сообщаемых данных.

Раздел «Географо-генетические связи горных систем Северного Тянь-Шаня» (с. 159—169) начинается с утверждения, что «в ботаническом отношении советский Тянь-Шань подразделяется на Западный, Северный и Центральный регионы». Что конкретно имеется в виду под понятием «регионы»? Ботанико-географические провинции, округа, районы? Ведь можно было бы сослаться на соответствующие литературные источники по этому вопросу (Рубцов, 1950, 1953, 1955, 1956; Камелин, 1973). Ссылка на них дается (с. 160), но без упоминания предложенных ботанико-географических выделов (провинций и округов).

Приводимые далее итоги применения математического метода для выяснения коэффициента дискриминации сравниваемых флор отдельных хребтов Северного Тянь-Шаня относятся не к высокогорью, поэтому к высокогорной флоре прямого отношения они не имеют. Здесь же (с. 162—166) на четырех страницах обсуждаются дизъюнкция и викаризм видов. Начинается этот раздел с сообщения: «Во флоре Северного Тянь-Шаня имеется ряд видов с прерванным, дизъюнктивным ареалом. Остаток или остатки некогда более обширного ареала в настоящее время являются реликтовыми частями той или иной эпохи» (с. 162). После этого указываются некоторые примеры дизъюнкций и викаризма. Их в общем дано немного, хотя во флоре Тянь-Шаня они имеют широкое распространение, как и в любой другой горной стране.

В разделе «Эндемизм и реликтовость флоры» (с. 166—177) сообщаются сведения о количестве эндемиков во флоре Центрального Казахстана, Алтая, Западного Тянь-Шаня, заимствованные из соответствующих литературных источников, а затем и сведения об их количестве в отдельных хребтах Северного Тянь-Шаня. Общее число эндемиков равно 66, т. е. на 14 видов больше, чем указывается во всех других разделах книги. Обзор эндемиков сопровождается краткими указаниями их родства, геологического возраста, географического пункта, откуда они описаны, и места хранения типового материала.

Предпоследний раздел «Основные этапы формирования флоры Северного Тянь-Шаня» (с. 178—193) начинается с обзора литературных палеоботанических данных, относящихся к Средней Азии и Казахстану, перечисления ископаемых растений, известных в их пределах. Почему-то особенно много внимания уделено выяснению происхождения *Picea schrenkiana*. По этому вопросу приводятся суждения М. Г. Попова, П. В. Павлова, Б. А. Быкова, П. Б. Виппера, Н. И. Рубцова.

Заключительный раздел — «Охрана реликтовых и исчезающих растений Северного Тянь-Шаня» (с. 194—199). После общих рассуждений об охране растений дается краткая характеристика 15 видов растений высокогорий, подлежащих охране, «из них 7 мезореликтов и 8 неореликтов плиоценовых и предледниковых» (с. 196).

В книге дано «Приложение», содержащее 5 фотографий горных ландшафтов и 16 штриховых рисунков некоторых видов растений. Полиграфическое оформление самой книги нельзя признать удовлетворительным. Она отпечатана способом ротапринта, на низкокачественной бумаге. Да и тираж ее очень малый: всего 400 экз. Чем это обусловлено — неизвестно.

В заключение приходится с сожалением констатировать, что рецензируемая публикация Байтенова в значительной мере компилятивна. Как уже было сказано выше, в ней мало подлинно нового фактического материала, существенно новых научных фактов. В тексте допущено немало фактических и редакционных погрешностей, иногда довольно грубых, что свидетельствует о небрежной подготовке этой книги к печати.

ЛИТЕРАТУРА

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с. — *Максимов Е. В.* О новейших поднятиях Памиро-Алая. — Изв. ВГО, 1969, т. 101, вып. 2, с. 109—117. — *Максимов Е. В.* Вертикальные движения Тянь-Шаня и Памира в голоцене. — Изв. ВГО, 1972, т. 104, вып. 5, с. 363—372. — *Рубцов Н. И.* — О геоботаническом районировании Тянь-Шаня. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1950, т. 55, вып. 4, с. 86—94. — *Рубцов Н. И.* Северо-Тянь-Шаньская геоботаническая провинция и ее растительные ресурсы: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1953. 38 с. — *Рубцов Н. И.* Геоботаническое районирование Северного Тянь-Шаня. — Изв. АН КазССР. Сер. биол., 1955, т. 10, с.3—27. — *Рубцов Н. И.* Флора Северного Тянь-Шаня и ее географические связи. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 1, с. 23—48. — *Шлыгин А. Е.* Основные черты геологического строения. — В кн.: Геология СССР. М.: Недра, 1971, т. 40, вып. 1, с. 23—29. — *Чедия О. К.* Юг Средней Азии в новейшую эпоху горообразования. — В кн.: Новейшая тектоника и палеогеография. Фрунзе: Илим, 1972. 278 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (т. 1—30). Л.: Наука, 1973. 668 с.

Государственный Никитский
ботанический сад,
Ялта.

Н. И. Рубцов.

Получено 15 VIII 1985.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.444

П. Л. Горчаковский, С. Г. Шиятов. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. — М.: Наука, 1985. 208 с. Т. 1200 экз. Ц. 2 р. 30 к.

V. V. KORZHENEVSKY, A. A. KLUKIN. *P. L. GORCHAKOVSKY, S. G. SHIYATOV.* PHYTOINDICATION OF ENVIRONMENTAL CONDITIONS AND NATURAL PROCESSES IN HIGH MOUNTAINS. 1985.

Вопросы геоботанической индикации природных процессов и условий среды всегда находились в центре внимания фитоценологов, однако в последние годы основной крен был направлен в сторону обоснования и развития дистанционных методов индикации с использованием аэрокосмической техники. Если 15 лет назад ратовали за развитие фитоиндикации динамических процессов, то в настоящее время внимание фитоценологов концентрируется на проблеме индикации антропогенного влияния на растительные сообщества. Вышедшая из печати книга П. Л. Горчаковского и С. Г. Шиятова «Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях» является отражением тенденций перехода от динамического к антропогенному направлению.

Рецензируемая работа включает шесть разных по объему, содержанию и значимости глав. В первой главе «Основные теоретические и методологические положения фитоиндикации» (с. 5—20) рассмотрены основные принципы фитоиндикации, краткая история становления ее как науки, а также базовые методы, включая анализ флористического состава, структуры и закономерностей распределения растительности, изучение сезонной динамики, морфологических особенностей, жизненности и структуры популяций, возрастной структуры древостоев, дендрохронологический и спорово-пыльцевой анализы, радиоуглеродную датировку и лихеноиндикацию. Избрав дендрохронологический анализ основой фитоиндикации условий среды и природных процессов, авторы подчеркивают, что применение его особенно перспективно в высокогорьях, где наблюдается большая пестрота макро- и микроклиматических условий, а сеть метеорологических станций редкая. Исключительный интерес в этой главе представляют способы датировки годичных колец, вычисление индексов прироста и их цикличности. В большинстве случаев перечисленные методы модифицированы, а зачастую и разработаны авторами монографии. Особенно подробно изложены схема и методы отбора образцов, способы их обработки и изучения.

В первой главе авторы вполне убедительно формируют круг задач в области индикационной геоботаники, которые можно решать с использованием дендрохронологического анализа. Однако хотелось бы видеть здесь и обсуждение ряда других предлагаемых методов, о которых, к сожалению, авторы всего лишь упоминают.

Вторая глава «Поясность растительности в высокогорьях» (с. 20—25) очень кратко знакомит читателя с историей формирования представлений о вертикальной зональности в горах. В ней обсуждается неприемлемость терминов «альпийский» и «субальпийский» пояса для высокогорий бореальной зоны. Обстоятельно и корректно обосновывается предложение различать подгольцовый, горно-тундровый и пояс холодных пустынь.

В третьей главе «Верхняя граница леса — важнейший биогеографический рубеж в высокогорьях» (с. 27—59) Горчаковский и Шиятов предпринимают попытку дать строгое обоснование понятию «верхняя граница леса», используя для этого такие критерии, как сомкнутость крон древесного яруса, величина островка леса, высота и диаметр деревьев, форма ствола, хозяйственная ценность древесины. Можно полемизировать с авторами по поводу конкретных качественных критериев выделения верхней границы леса или по количественным оценкам этих критериев, но следует признать определенную целенаправленность и научно-практическую значимость дифференциации экологических и физиономических типов верхней границы леса. Здесь только необходимо указать на неполноту сведений о физиономических типах верхней границы леса в горах Крыма. Как ни странно, исчезли верхние границы: образованная сосной крымской на южных склонах Главной гряды (Айпетринская и Ялтинская яйлы), липово-ясеневая на Бабуган-яйле, эдафическая буковая на перевале Дипла и ряд других.

Заключает главу всесторонний анализ физиономической и высотной дифференциации верхней границы леса в бореальной зоне СССР. Авторы справедливо отмечают, что ее абсолютная высота контролируется ведущими климатическими факторами и только в ряде частных случаев определяется орографическими, топографическими, геологическими и геоморфологическими условиями.

Существенный интерес представляет четвертая глава «Фитоиндикация условий среды» (с. 60—100), в которой весьма обстоятельно обсуждается геоботаническая индикация средней и максимальной мощности снежного покрова. Несколько менее подробно освещена ветровая ситуация и уж совсем поверхностно — термический режим. Не умаляя значения выводов, хочется обратить внимание авторов на случаи, когда асимметрия годичных колец связана не столько с ветровым режимом, сколько со сползанием горных пород. Поэтому для повышения достоверности при изучении ветрового режима на склонах следует анализировать образцы поперечного среза не только с основания ствола, но и со средины, испытывающей максимальную ветровую нагрузку.

Авторы справедливо отмечают, что геоботаническая карта является одним из отправных пунктов при разработке и осуществлении системы геоботанического мониторинга. Можно было бы оспаривать объемы конкретных синтаксонов, в частности формаций, однако в монографии не планировалось обсуждение иерархии синтаксонов, а поставленные первоначально задачи решены достаточно полно, что удачно иллюстрируют схематическая карта (рис. 32) и табл. 4 (с. 98—99) с подробным анализом фитоценохор. Чрезвычайно полезным представляется комплексное обсуждение типологических единиц с указанием положения в рельефе и учетом почвенно-эдафических условий, а также обобщающими характеристиками дешифровочных признаков (наличие фона и его рисунок, необходимость наземной корректировки).

Вне всякого сомнения, кардинальной в монографии является пятая глава «Фитоиндикация природных процессов» (с. 100—165), которая, как указывают авторы, заключается в определении места действия и установлении времени, частоты и интенсивности проявления тех или иных явлений. В основу индикации положены определение и датировка механических повреждений у деревьев и кустарников, изучение изменчивости и эксцентричности годичного прироста древесины, анализ анатомических и морфологических признаков у растений, датировка времени гибели деревьев и кустарников, анализ состава, структуры и динамики растительных сообществ. Таким образом, в арсенал методов включены самые представительные и эффективные способы аутиндикации на основе дендрохронометрии.

Объектами индикации служат, как об этом гласит название главы, природные процессы. По нашему мнению, их следовало бы объединить в 4 группы: 1-я — индикация климатического режима (динамика горных ледников, снежные лавины, пожары), 2-я — индикация экзогенных рельефообразующих процессов (склоновые процессы и сели), 3-я — индикация эндогенных рельефообразующих процессов (вулканическая деятельность), 4-я — индикация антропогенного фактора (пожары, смещение ботанико-географических рубежей). Пожары как процесс рассматриваются трижды, это связано, как указывают авторы, с тем, что «источником загораний в большинстве случаев является деятельность человека, но иногда загорание происходит естественным путем — от молний, при извержении вулканов, при трении деревьев друг о друга» (с. 101).

Иногда, на наш взгляд, авторы слишком категорично заявляют, что после прохождения селя корни деревьев остаются неповрежденными (это зависит от мощности селя) или (в другом случае) что причиной возникновения оползней является уменьшение сцепления между отдельными горизонтами грунта в результате насыщения подземными водами (причин активизации оползневой деятельности значительно больше).

Заслуживает внимания предложение авторов по созданию специальной фототеки для фиксирования современных позиций и структуры растительности на определенных контрольных участках, которые в будущем представят прекрасный фоновый материал для мониторинга условий окружающей среды. Возможно, что следует идти дальше и организовать специальную стереосъемку с использованием аппаратуры, установленной на летательных средствах.

Шестая, последняя глава (с. 165—184), посвященная антропогенным изменениям высокогорных экосистем и растительных сообществ, по сути дела включает один большой вопрос, касающийся антропогенного смещения верхней границы леса, и на основании происходящих смещений — оценку степени деградации высокогорных экосистем. Из других вопросов рассмотрены уровень пастбищной деградации и оценка рекреационных воздействий. Остается сожалеть, что эта интересная глава проиллюстрирована всего лишь несколькими неяркими примерами и авторы не нашли возможности более широко обсудить эти важные в практическом отношении вопросы.

В «Заключении» (с. 185) авторы еще раз напоминают читателю об оригинальности высокогорий и информируют о том, что разработка и совершенствование фитоиндикационных методик продолжается; они призывают к дальнейшему прогрессу геоботанической индикации через углубленное изучение «состава, структуры и динамики фитоценозов, которые являются наиболее уловимым и видимым выражением совокупного действия факторов местообитания» (с. 185).

В целом рецензируемая работа хорошо иллюстрирована эффектными фотографиями и многочисленными схемами. Завершает монографию обширный список литературы, включающий более 560 названий, среди которых третья часть иностранных. Тем не менее в определенной степени некорректным является отсутствие ряда работ по дендроиндикации, в том числе книги Н. В. Ловелиуса «Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий». Л.: Наука, 1979. 232 с.

Случается, что, увлекшись построением сложных предложений, авторы не замечают изменения их смыслового значения. Так, на с. 165 появилось «вымирание генетического разнообразия отдельных видов», а пустыри «покрылись рудеральной растительностью». В ряде случаев текст обогащен терминами, которые скорее можно отнести к научному жаргону, как например, углежжение (с. 168), отравянивание (с. 179).

Завершая рецензию, хочется отметить не только высокий научный уровень монографии, но и ее прекрасное оформление. Она, безусловно, заслуживает внимания специалистов-экологов, фитоценологов и лесоводов. Ознакомление с ней будет полезно как студенту-биологу, так и научному работнику, занимающемуся вопросами фитоиндикации.

В. В. Корженевский, А. А. Клюкин.

Никитский ботанический сад,
Ялта,
Симферопольский государственный университет.

Получено 14 X 1985.

CONTENTS

Page

Danilova M. F., Kashina T. K. Ultrastructure of glandular hairs in *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) in connection with their possible participation in photoperiodic induction of flowering 561

Voytenko V. F., Oparina S. N. Anatomical analysis of heterocarpy in the *Boraginaceae* family 569

Yurtsev B. A. Plant populations as an object of geobotany, floristics and botanical geography 581

Ukhacheva V. N., Kozhevnikov Yu. P. Altitudinal allocation of plants in the lake Ajan region (Putorana plateau) 589

Lvov Yu. A., Shepeleva L. F., Lapshina E. D. The evaluation of flood plain meadows in accordance with fluctuation ability of their vegetation cover 599

COMMUNICATIONS 610

Belorusova Zh. M., Lovelius N. V., Ukraintseva V. V. Regional features in the Taimir nature alteration in Holocene 610

Makryi T. V. The lichens of the steppe and rock-steppe ecotopes of the Baikal mountain range 619

Sedelnikova N. V. The lichens of the mountain-steppe phytocoenoses of Altai mountains 626

Zhukova P. G., Petrovsky V. V. Karyotaxonomic study of some species of the genus *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) from Northern Asia 632

Chupov V. S. The possible lines in the evolution of properties of the seed esterase molecules, which are associated with their electrophoretic mobility, with special reference to the *Campanulaceae* family and some other taxa of angiosperms 640

Kravtzova T. I., Teryokhin E. S. Histochemical analysis of the seed coat in some representatives of the *Orobanchaceae* family of the flora of the USSR 644

Plyushch T. A. Ultrastructure of the embryo sac cells of *Lilium regale* and *Lilium candidum* (*Liliaceae*) before fertilization 651

Novruzova Z. A., Aliyev A. A., Alekperov U. K., Mashinsky A. L., Chapari N. M., Ragimova G. K. Comparative anatomical analysis of the seedling organs of *Pisum sativum* (*Fabaceae*) cultivated under real space flight conditions 657

Ponomarenko V. V. On the *Malus sachalinensis* (*Rosaceae*) autochthony in the Iturup island 660

Bardunov L. V., Cherdantseva V. Ya. On some features of the moss flora from the Southern Kurile islands 664

Neshataev V. Yu. Herb-shrub larch forests and sparse growth larch stands in the Eastern Kamchatka 669

Yatsenko-Khmelevsky A. A., Lebedenko L. A. Some problems of the Russian anatomical therminology 678

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 683

Malyutin N. I. The system of the genus *Delphinium* (*Ranunculaceae*) based on the morphological features of seeds 683

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 694

Snigirevskaya N. S. To the problem of the preservation of fossil plant localities 694

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 706

Kharkevich S. S., Krylov A. G., Azbukina Z. M. (*A review*). Dictionary of botanical terms. 1984 706

Rubtsov N. I. *M. S. Baitenov.* High mountain flora of the Northern Tien Shan. 1985 . . 712

Korzhenevsky V. V., Klukin A. A. *P. L. Gorchakovsky, S. G. Shiyatov.* Phytoindication of environmental conditions and natural processes in high mountains. 1985 . . . 715

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Данилова М. Ф., Кашина Т. К. Ультраструктура железистых волосков *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) в связи с их возможным участием в фотопериодической индукции цветения . . . 561

Войтенко В. Ф., Опарина С. Н. Анатомический анализ гетерокарпии в семействе *Boraginaceae* . . . 569

Юрцев Б. А. Популяции растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии . . . 581

Ухачева В. Н., Кожевников Ю. П. Высотное размещение растений в районе озера Аян (плато Путорана) . . . 589

Львов Ю. А., Шепелева Л. Ф., Лапшина Е. Д. Оценка пойменных лугов по флуктуационной способности их растительного покрова . . . 599

СООБЩЕНИЯ . . . 610

Белорусова Ж. М., Ловелиус Н. В., Украинцева В. В. Региональные особенности изменения природы Таймыра в голоцене . . . 610

Макрый Т. В. Лишайники степных и скально-степных экотопов Байкальского хребта 619

Седельникова Н. В. Лишайники горно-степных фитоценозов Алтая . . . 626

Жукова П. Г., Петровский В. В. Кариотаксономическое изучение некоторых видов рода *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) из Северной Азии . . . 632

Чупов В. С. Возможное направление эволюции свойств молекул эстераз семян, связанных с их электрофоретической подвижностью, на примере семейства *Campanulaceae* и некоторых других таксонов покрытосеменных . . . 640

Кравцова Т. И., Терёхин Э. С. Гистохимический анализ семенной кожуры представителей семейства *Orobanchaceae* флоры СССР . . . 644

Плющ Т. А. Ультраструктура клеток зародышевого мешка *Lilium regale* и *Lilium candidum* (*Liliaceae*) до оплодотворения . . . 651

Новрузова З. А., Алиев А. А., Алекперов У. К., Машинский А. Л., Чапари Н. М., Рагимова Г. К. Сравнительно-анатомический анализ органов проростков *Pisum sativum* (*Fabaceae*), выращиваемых в условиях реального космического полета . . . 657

Пономаренко В. В. К вопросу об автохтонности *Malus sachalinensis* (*Rosaceae*) на острове Итуруп . . . 660

Бардунов Л. В., Черданцева В. Я. К флоре мхов Южных Курильских островов . . . 664

Нешатаев В. Ю. Травяно-кустарниковые лиственничники и лиственничные редколесья Восточной Камчатки . . . 669

Яценко-Хмелевский А. А., Лебеденко Л. А. Некоторые вопросы русской анатомической терминологии . . . 678

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 683

Малютин Н. И. Система рода *Delphinium* (*Ranunculaceae*), основанная на морфологических признаках семян . . . 683

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА . . . 694

Снигиревская Н. С. К вопросу об охране местонахождений ископаемых растений . . . 694

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 706

Харкевич С. С., Крылов А. Г., Азбукина З. М. (*Рецензия*). Словарь ботанических терминов. 1984 . . . 706

Рубцов Н. И. *М. С. Байтенов.* Высокогорная флора Северного Тянь-Шаня. 1985 . . . 712

Корженевский В. В., Клюкин А. А. *П. Л. Горчаковский, С. Г. Шиятов.* Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. 1985 . . . 715

ИСПРАВЛЕНИЕ

В статье А. А. Беляева „Особенности анатомии и ультраструктуры поверхности семенной кожуры отдельных представителей критических родов семейства *Campanulaceae*“ (Бот. журн., т. 71, № 10) номера деталей на стр. 1373 и в подписи к таблице следует читать *2* вместо *3* и *3* — вместо *2*.

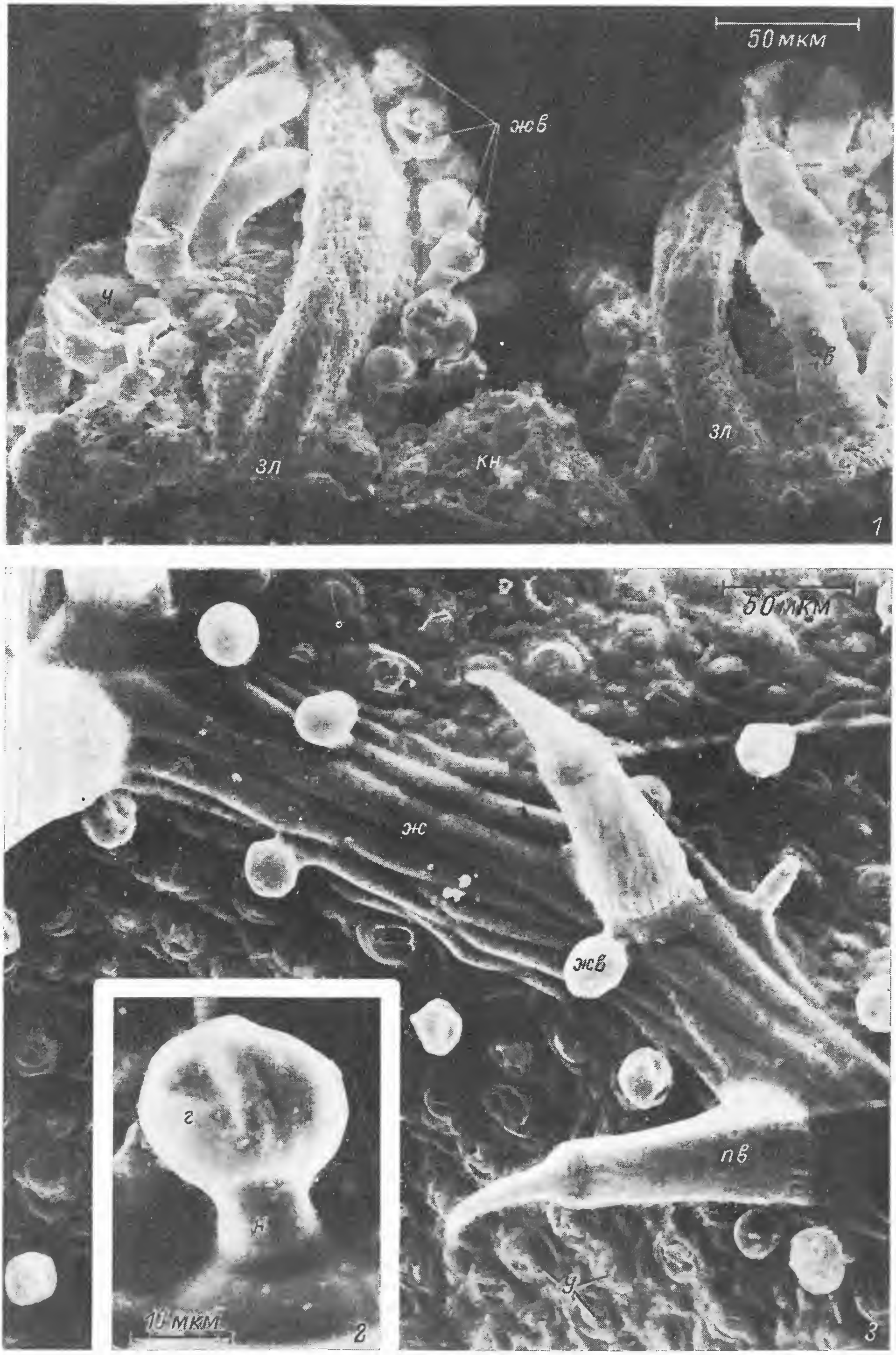


Таблица I. Железистые волоски *Perilla ocymoides* (непрерывное освещение), снятые с помощью сканирующего электронного микроскопа.

1 — на адаксиальной стороне самых молодых зачатков листьев над конусом нарастания; *2*, *3* — на абаксиальной стороне листа 2 см дл. *кн* — конус нарастания, *зл* — зачаток листа, *жв* — железистый волосок, *пв* — простой волосок, *ч* — чешуйка, *ж* — жилка, *у* — устьице, *г* — головка, *н* — ножка.

К стр. 561

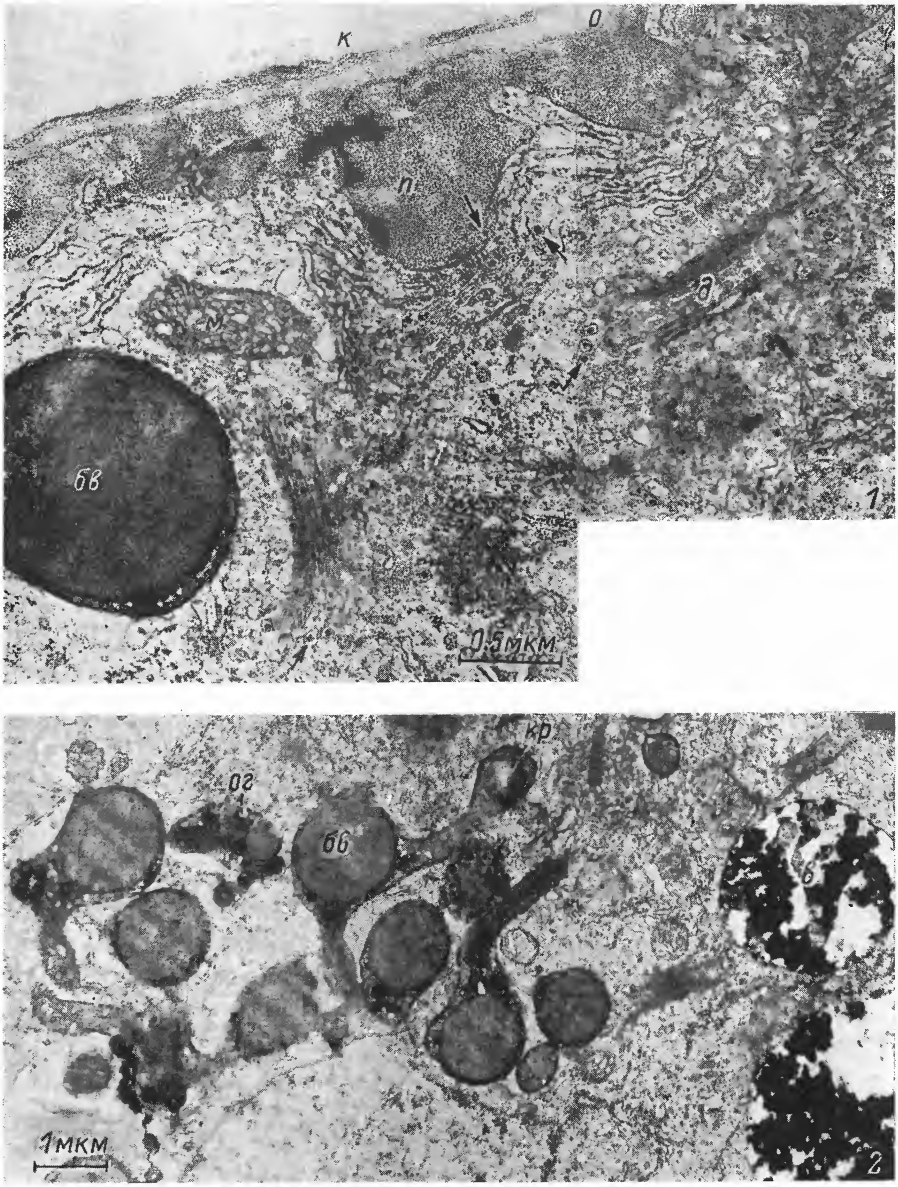


Таблица II. Железистый волосок *Perilla ocymoides* без субкутикулярной полости (зачаток листа, 3 коротких дня).

1 — формирование периплазмы: пузырьки с плотным центром, отчленяемые диктиосомами, видны вблизи диктиосом, у плазмалеммы и за плазмалеммой — в периплазме (*стрелки*); *2*— пластиды формы «головастик» с округлым, видимо, белковым включением, крахмалом и осмиофильными глобулами. *к* — кутикула, *д* — диктиосома, *бв* — белковое включение, *кр* — крахмал, *ог* — осмиофильные глобулы, *м* — митохондрия, *п* — периплазма, *о* — оболочка, *в* — вакуоль.

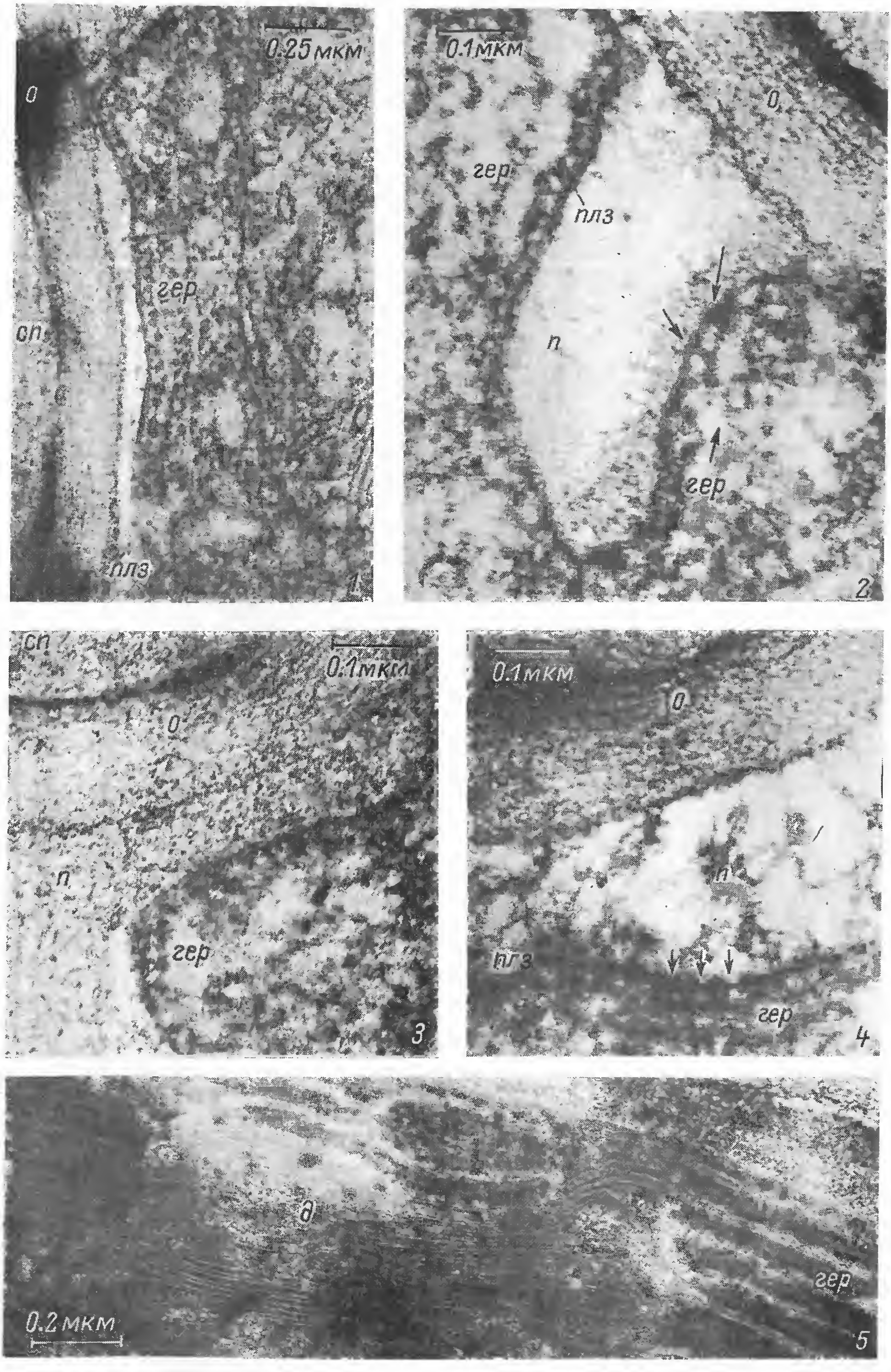


Таблица III. Железистые волоски *Perilla ocymoides* с субкутикулярной полостью (зачатки листьев, непрерывное освещение).

1—4 — фрагменты периферической части головки того же волоска, что и на рисунке (*Б*, *В*, *Г*) в тексте, при большем увеличении: *стрелки* — контакты между рибосомами ГЭР и плазмалеммой; *5* — кооперативное действие аппарата Гольджи и ГЭР. *сп* — субкутикулярная полость, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *плз* — плазмалемма, *п* — периплазма, *д* — диктиосома, *о* — оболочка.

К. ст. Т. И. Кравцовой, Э. С. Терёхина, с. 648

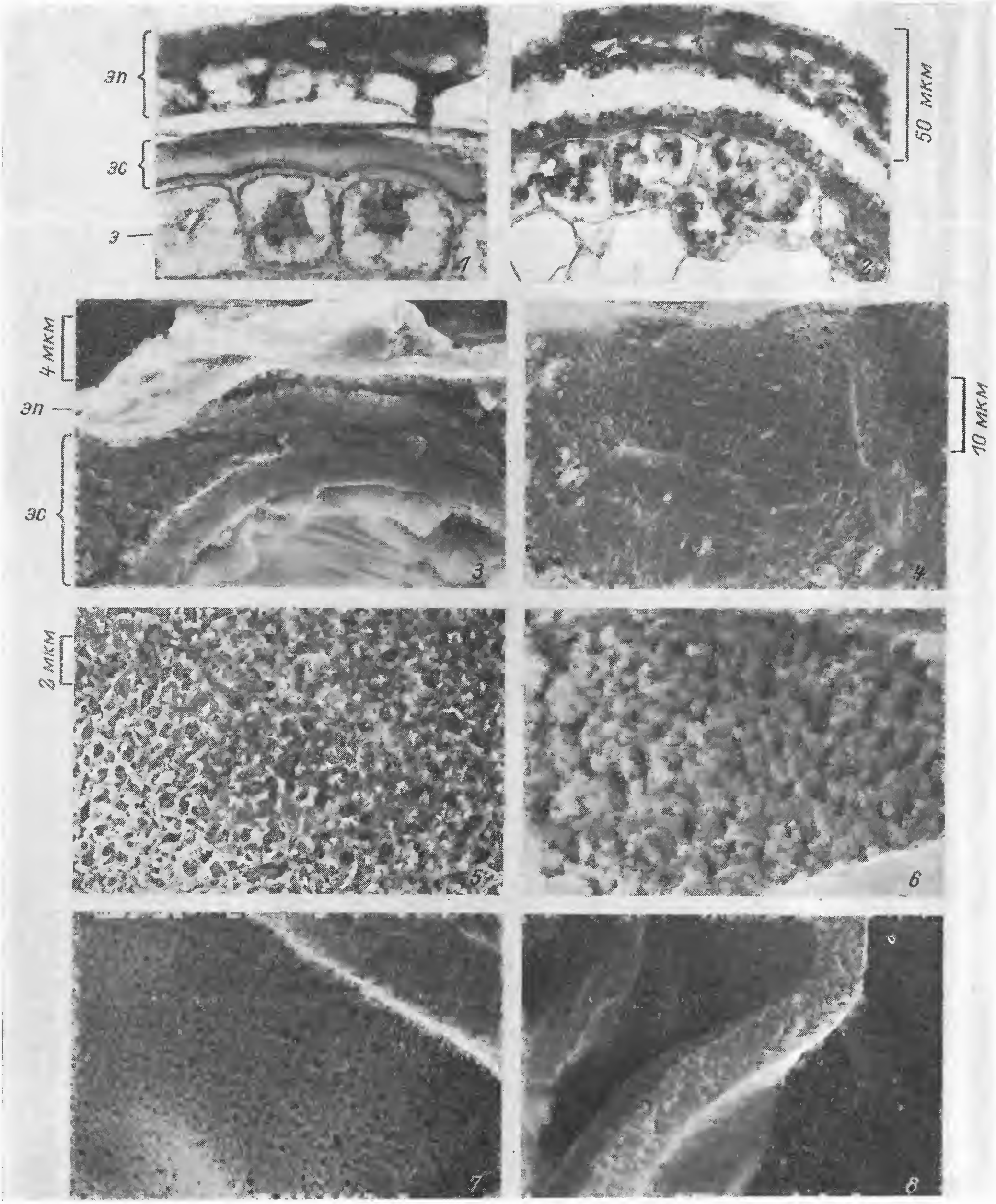


Таблица I. Эндотелиальный слой некоторых представителей родов *Phelipanche*, *Cistanche* и вида *Boschniakia rossica*.

1, *2* — видимый с помощью светооптического микроскопа у *Phelipanche purpurea* и *P. sogdiana* соответственно; *3*—*8* — видимый с помощью сканирующего электронного микроскопа; *3* — у *Phelipanche arenaria* (на продольном срезе семени); *4* — у *Phelipanche caesia* (вид сверху); *5*, *6* — у *Phelipanche arenaria* и *Cistanche flava* соответственно (вид сверху); *7*, *8* — у *Boschniakia rossica*, вид сверху (*7*), поперечный срез (*8*); *эп* — эпидерма семенной кожуры, *эс* — эндотелиальный слой, *э* — эндосперм.

К с. 648, 649

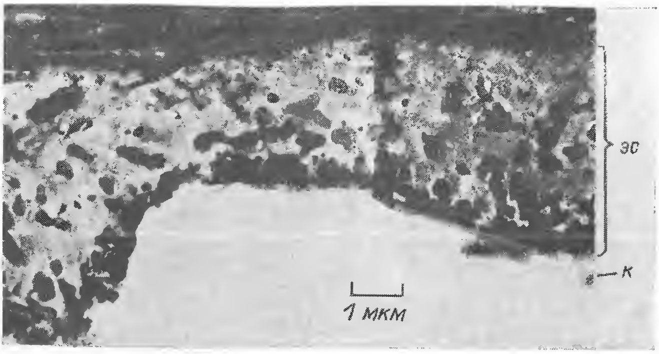


Таблица II. Ультраструктура эндотелиального слоя семенной кожуры *Phelipanche aegyptiaca* под трансмиссионным электронным микроскопом (фот. Е. А. Мирославова).

эс — эндотелиальный слой, *к* — кутикула.

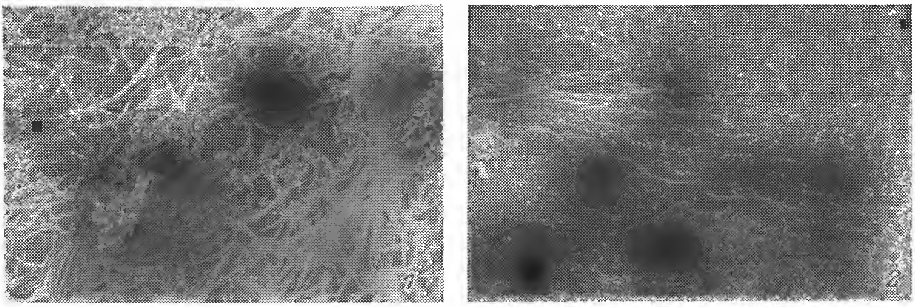


Таблица III. Кристаллы воска на поверхности наружной тангентальной стенки клеток эпидермы семенной кожуры *P. caesia*.

1 — после обработки семян диэтиловым эфиром, *2* — после обработки кипящим 70 %-м этиловым спиртом.

К ст. Т. А. Плющ, с. 652

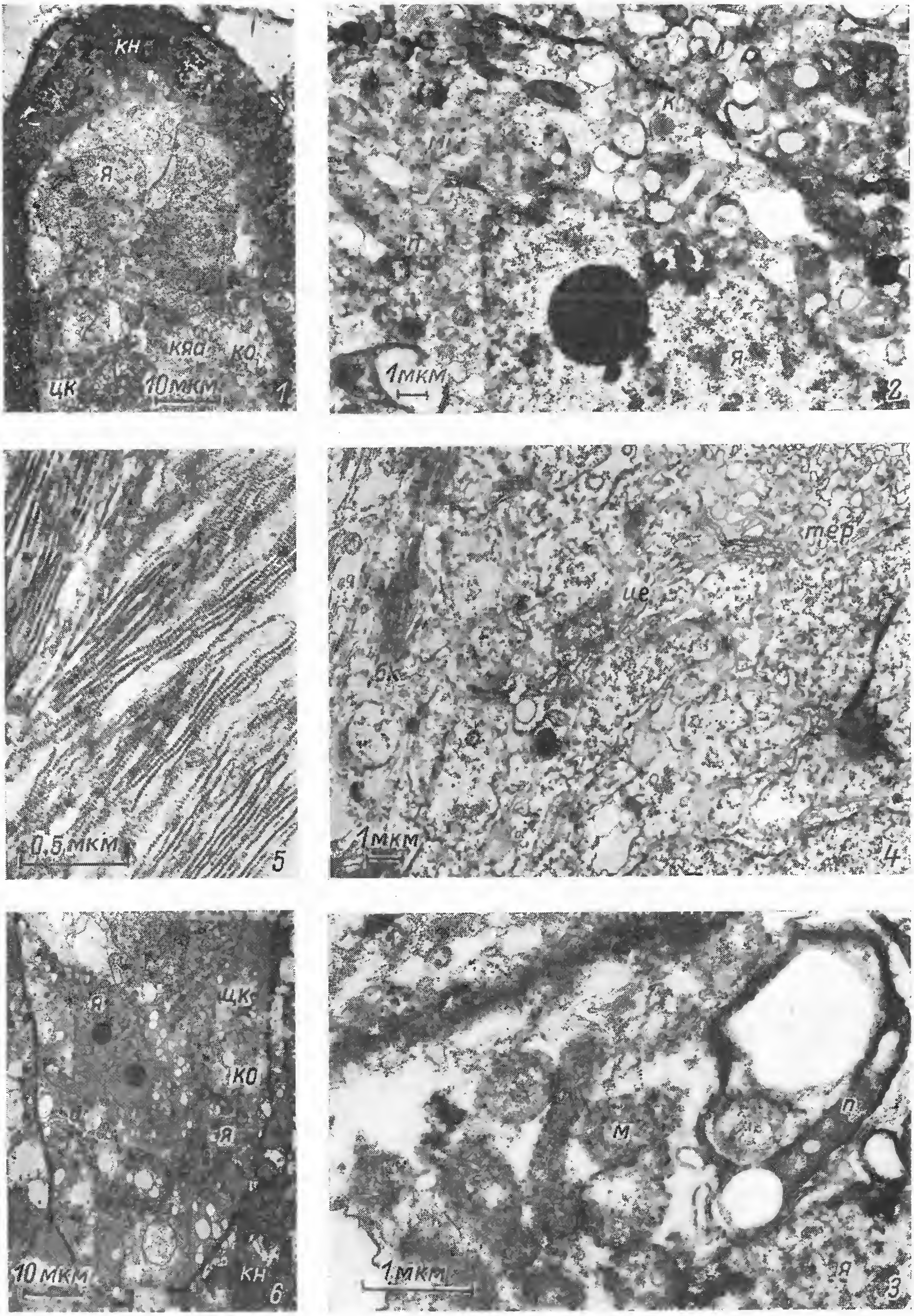


Таблица I. Фрагменты клеток зародышевого мешка *Lilium regale*.

1, *2* — клетки яйцевого аппарата имеют сходное строение и полностью окружены полисахаридными оболочками; *2*, *3* — в цитоплазме клеток яйцевого аппарата преобладают митохондрии и пластиды, пластиды лишены крахмала; *4* — в центральной клетке значительно развит эндоплазматический ретикулум, присутствуют многочисленные кристаллы белка (вирусы?); *5* — кристаллический белок; *6* — в антиподах ядра характеризуются различной структурой. *1* — ×850, *2* — ×4300, *3* — ×16 750, *4* — ×4500, *5* — ×32 400, *6* — 850. *а* — антиподы, *бк* — белковый кристалл, *кн* — клетки нуцеллуса, *ко* — клеточная оболочка, *кяа* — клетки яйцевого аппарата, *м* — митохондрия, *п* — пластида, *тэр* — трубчатый эндоплазматический ретикулум, *цк* — центральная клетка, *цэр* — цистерноидный эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро.

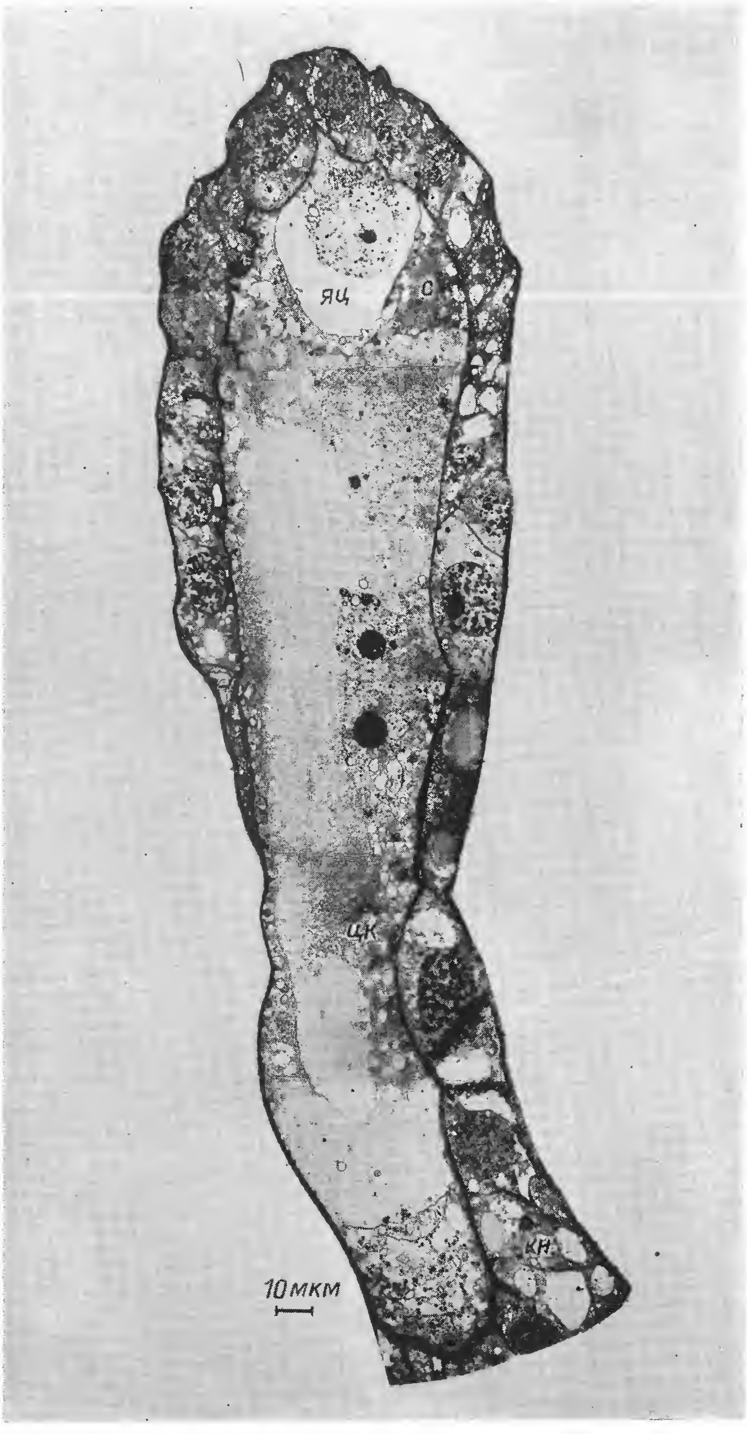


Таблица II. Зародышевый мешок *Lilium candidum*.
с — синергида, *яц* — яйцеклетка. Остальные обозначения, как на табл. I.

К с. 653

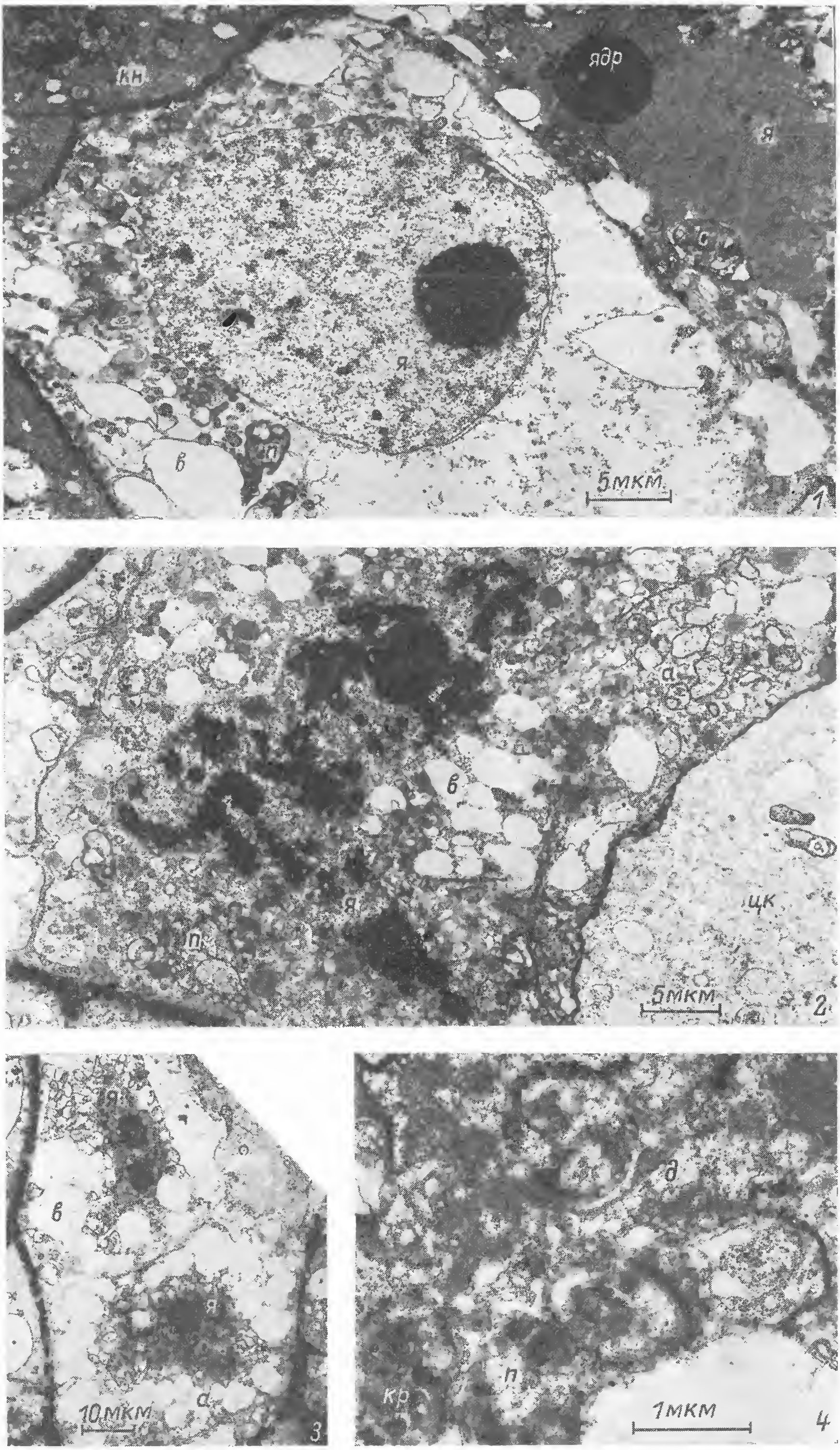


Таблица III. Фрагменты клеток зародышевого мешка *Lilium candidum*.

1 — плотность нуклеоплазмы в ядре яйцеклетки и синергиды различна; *2*, *3* — вакуолизация антипод на *2* меньше, чем на *3*; ядра антипод характеризуются различной хроматизацией; *4* — пластиды антипод и других клеток зародышевого мешка содержат крахмал и многочисленные осмиофильные глобулы. *1*, *2* — ×2500; *3* — ×800; *4* — ×16 200. *в* — вакуоль, *д* — диктиосома, *кр* — крахмал, *ядр* — ядрышко. Остальные обозначения, как на табл. I.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1987, т. 72, 5, 561—720